

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES

DIXIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES

DIXIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. J. COSTANTIN

TOME X

PARIS
MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

—
1928

Droits de reproduction, de traduction et d'adaptation réservés.

5688-27. — CORBEIL. IMPRIMERIE CRÉTÉ (12-1928).

L'ANATOMIE
ET LA
MATURATION DES CHAUMES
D'UN PIED DE BLÉ
COLOSSE DE RAZGRAD (*TRITICUM TURGIDUM* L.)

Par **ATHANAS D. ATHANASSOFF**

AGRONOME DE L'UNIVERSITÉ DE HALLE A. S.

INTRODUCTION

1. LITTÉRATURE. — Le Blé, dont on connaît plus de trois mille variétés, appartient au genre botanique *Triticum* de la famille des *Graminées*. Après le Riz, il joue, dès les temps préhistoriques, un rôle prépondérant dans l'alimentation des hommes et des animaux. Malgré son importance indiscutable, cette Monocotylédone n'a pas attiré particulièrement l'attention des botanistes, et surtout son anatomie a été longtemps négligée (1). Ce sont des gens d'un esprit plus pratique (2), des agronomes, qui ont abordé les premiers l'anatomie de sa tige, cherchant des moyens pour la fortifier tout d'abord contre la verse et puis contre certaines maladies.

(1) Quant aux « Blés sauvages » (*Agropyrum*), on doit rendre hommage à DUVAL JOUVE pour son ouvrage classique : Étude anatomique sur quelques *Graminées* et en particulier des *Agropyrum* de l'Hérault (*Mém. Acad. des Sc. de Montpellier*, 1869). Dans l'anatomie des rhizomes, des chaumes et des feuilles, il a trouvé « les caractères les plus invariables » et a pu en tirer des variations presque innombrables de ces *Triticum*.

(2) L'abbé PONCELET, déjà vers la fin du XVIII^e siècle, inspiré de son Dieu dans l'*Histoire naturelle du Froment* (1779), aborde aussi la question du « chaulumeau du Bled » (Blé). Ses constatations, peut-être d'une haute importance pour son temps, sont encore intéressantes ; mais quelquefois l'auteur donne des explications fantaisistes.

Ainsi GARTON (1), en 1906, trouve que les chaumes des Blés sont mous, si les faisceaux libéro-ligneux sont restreints en nombre et disposés en une seule ligne concentrique. Au contraire, ils deviennent très rigides si les faisceaux sont rapprochés, formant deux cercles.

STRAMPIELLI (2), en 1907, souligne encore l'importance de la forme et de la grosseur des faisceaux. En même temps, il met en évidence l'importance de l'anatomie pour la sélection du Blé.

ALBRECHT (3), en 1908, attire l'attention sur l'épaisseur de l'hypoderme, qui, d'après STRANAK (4), protège les tiges des maladies et des insectes.

MOLDENHAUER (5), en 1914, arrive à différencier certaines variétés de Blé par le nombre des faisceaux libéro-ligneux dans leurs chaumes.

Il est vrai que ces recherches ont eu un but spécial : elles reposent quelquefois sur des coupes faites n'importe où, ou toujours à une hauteur définie de la tige, et ne peuvent pas donner une image juste et complète de l'anatomie du chaume de Blé.

Ce sont de nouveau des botanistes, cette fois par intérêt également pratique, qui entreprennent des études systématiques et fécondes sur ce sujet. M. BLARINGHEM (6) en a fait l'inauguration heureuse en 1914. Avec son collaborateur M. MIÈGE (7), dans leur ouvrage tout spécial sur ledit sujet, ils aboutissent à une loi simple et indubitable : **l'anatomie du chaume des « Triticées » se complique du sommet à la base.** Il leur arrive de différencier les Blés d'hiver et

(1) GARTON, d'après LAURENT (*Journal d'agriculture pratique*, 1906, t. II, p. 686 ; aussi *Journal de Rouen*, 11 septembre 1906).

(2) STRAMPIELLI, *Rendiconti della Reale Accademia del Lincei*, p. 135, 5^e série, 16, 1907.

(3) ALBRECHT, *Landwirt. Jahrbücher*, p. 672, 1908.

(4) STRANAK, *D. l. Presse*, 1911, p. 209.

(5) MOLDENHAUER (K.), *Zeitschrift Landwirt. Versuchs. Oesterreich*, t. XVII, p. 886.

(6) BLARINGHEM (L.), Valeur spécifique des divers groupements de Blés (Premier mémoire du *Laboratoire de biologie agricole de l'Institut Pasteur*, Paris, 1914, p. 99, 12 fig., 2 pl.).

(7) BLARINGHEM et MIÈGE, Étude anatomique des pailles de Blé (2^e mémoire, Paris, 1914, 56 p., 10 fig., 2 pl.).

ceux de printemps par leur morphologie intérieure, de poser la base d'une classification anatomique du *Triticum* et de lancer des hypothèses, non seulement d'une importance biologique, mais aussi pratique, — pour l'amélioration de cette plante.

Plus tard, en 1919, GARBER (1) trouve que le problème de la résistance à la verse est assez compliqué et que les facteurs cités jusqu'à présent (ainsi que l'épaisseur des parois des cellules lignifiées comme celle des parois du chaume) pris à part, ne conditionnent pas entièrement la résistance en question.

En 1920, JOHN PERCIVAL (2), dans son excellente monographie sur le Blé, pénètre plus intimement dans la structure du chaume de *Triticum*. J'aurai l'occasion d'y revenir au cours de cette étude.

LLOYD (3), en 1921, en résultat des recherches très minutieuses, plutôt histologiques qu'anatomiques, constate, sauf pour les parties inférieures des chaumes qu'il n'a pas étudiées, des particularités caractéristiques dans les tiges des différentes Céréales qui laissent des traces reconnaissables soit dans le papier, soit dans des produits macérés. Sa documentation microphotographique est très riche.

Enfin, je dois citer pour compléter KRAUS (4), ZADE (5) et FRUWIRTH (6), dans leurs études expérimentales sur la verse du Blé, étudiant l'importance de la rigidité des chaumes, qui n'est qu'un des plusieurs facteurs contribuant à l'inversabilité.

Ces recherches bibliographiques comprennent la période entre 1912 et juin 1925. Sauf l'ouvrage de MM. BLARINGHEM

(1) GARBER (R.-J.), *Journal Soc. Agr.*, 11, 173-186, 1 pl., 3 fig. (consulté seulement *Experiment Station Record*, nov. 1919, n° 7).

(2) JOHN PERCIVAL, *The Wheat plant. A Monograph.* (Ducworth, London, 1920).

(3) LLOYD (F. E.), *The structure of Cereal Straws (Pulp and Paper Magazine)*, 1921, 19 vol., 953-954, 973-976, 1002-1004, 1025-1026, 1048-1050, 1071-1077).

(4) KRAUS, *Die mechanische Bewerkung der Getreidehalme (Zeit. f. Pflanzenzüchtung. Bd. IV, Heft 3, 1916).*

(5) ZADE, *Züchtung auf Halmfestigkeit (Fühlingslandwirt. Zeitung, 69 Jahrg., Heft 23-24, 1920).*

(6) FRUWIRTH, *Pflanzenzüchtung, Bd. IV, 1923.*

et MIÈGE, elles ont été faites après mon étude directe de la plante choisie. Ainsi, plusieurs des constatations qui me semblaient originales n'ont plus que la valeur d'une confirmation de faits déjà connus.

2. PLAN DU TRAVAIL. — Dans la première partie des recherches présentes sont abordées l'anatomie de l'entre-nœud en général, l'individualité et la maturation des mérithalles d'un jeune chaume en particulier. La deuxième partie touche aux caractères de constitution et de vieillissement tirés des autres talles de la même plante. Elle révèle en même temps quelques symptômes des entre-nœuds supérieurs avancés qui tendent à s'égaliser avec les inférieurs. Quant à la troisième partie, elle est consacrée spécialement à cette égalisation, résumée dans la constitution de la mérithalle supérieure. Après les déductions botaniques, suivent les conclusions pratiques, qui indiquent quelques aspects utilitaires pour l'agriculture. Enfin, les comparaisons vulgarisent d'une part les résultats théoriques et les font concorder d'une autre avec la *Vie générale*, qui, pour les Orientaux, a été, est et restera la *Science des sciences*.

3. MATÉRIAUX. — Le pied de Blé qui est le sujet de ces recherches est une lignée à épis effilés (7 b) de la variété bulgare Colosse de Razgrad (*Triticum turgidum* L.). Semé pendant l'automne 1924 sur une plate-bande argileuse légèrement fumée à Bellevue (près de Paris), il était à une distance de 5 centimètres de ses congénères dans la ligne et séparé à 10 centimètres par deux rangées d'Orge pour éviter des mélanges avec les Blés voisins. Les chaumes étaient prélevés (coupés au-dessus du cinquième nœud) toutes les semaines à partir du 4 juin 1925, comme suit : talles D (4 juin 1925) et E (11 juin 1925) avant l'épiaison, F (18 juin 1925) pendant la floraison. Quant au chaume G, il a attendu la maturation complète de l'épi (29 juillet 1925).

La plante s'est développée normalement, faiblement attaquée par la rouille (*Puccinia graminis*). La dernière talle a été légèrement échaudée.

Les matériaux furent conservés en alcool à 85 p. 100 avec un peu de glycérine (3 p. 100).

4. TECHNIQUE. — a. *Méthode des coupes*. — Tous les entre-nœuds, excepté les très courts, sont coupés transversalement et longitudinalement sur trois hauteurs différentes : au milieu et aux deux bouts. Sur les derniers, les coupes longitudinales englobent la moitié du nœud avec quelques millimètres de l'entre-nœud (6 à 8), suivies immédiatement par les tranches transversales (Voir Pl. I, fig. 2).

Les coupes transversales sont indiquées par un *tr* ; les longitudinales, par un *l*. Si la tranche provient du bout supérieur de l'entre-nœud, il est ajouté un α ; du milieu, un β , et de la base, un γ .

Les trois chaumes régulièrement prélevés D, F et G ont donné six entre-nœuds chacun ; le quatrième, E, seulement cinq.

Les entre-nœuds sont numérotés de haut en bas. De la sorte, l'indication sommaire d'une coupe comme, par exemple $E_3\beta tr$ montre que la talle E est coupée transversalement au milieu du troisième mérithalle (entre-nœud) compté à partir de l'épi.

b. *Coloration*. — Un bain d'hypochlorite de soude pendant dix minutes détruisait le contenu cellulaire des coupes. Neutralisées dans l'eau acidulée, lavées dans l'eau distillée, elles passaient un quart d'heure dans un bain de carmin aluné. Lavées trois fois dans l'eau, elles étaient trempées très vite (quelques secondes) dans du vert d'iode très dilué et immédiatement jetées pour déshydratation dans l'alcool absolu (changé trois fois), durant vingt minutes. Après un bain court dans le toluène, elles étaient montées au baume de Canada.

Il était presque impossible d'obtenir des tranches entières du chaume mûr à cause de sa fragilité. Un ramollissement s'imposait. La glycérine pure ou diluée par l'alcool ne donnait pas de résultats satisfaisants. Le trempage dans l'eau de source pendant deux à trois jours donna l'effet du fameux lactophénol sans son désavantage d'influencer la coloration

postérieure. Après le susdit traitement, les tissus se débarrassent du protoplasma et apparaissent clairs. Les parois cellulosiques se colorent en rose, contrastant agréablement pour l'œil avec la teinte verte des éléments lignifiés. Le vieillissement de la membrane se traduit aussi par un jaunissement marqué, résultant probablement d'un dépôt de silice dans son épaisseur (imprégnation). Ce phénomène sera désigné dorénavant par le terme silicification des parois cellulaires. En employant la même concentration de vert d'iode, il est facile de suivre le processus de la lignification. Ici, on n'étudie que les entre-nœuds, et plus spécialement leurs épiderme, sclérenchyme, parenchyme médullaire et les faisceaux libéro-ligneux.

Ces recherches ont été faites dans le laboratoire de botanique du Muséum d'Histoire naturelle. Grâce à l'accueil chaleureux de M. le professeur COSTANTIN, membre de l'Institut, j'ai eu à ma disposition toutes les commodités techniques et l'encouragement moral. Je lui suis très reconnaissant d'avoir accepté la publication des résultats dans les *Annales des Sciences naturelles, Botanique*, 10^e série, 1928.

M. BLARINGHEM, professeur de biologie végétale à la Sorbonne, a daigné se charger de la direction de ces recherches. Pendant que les Blés croissaient dans son terrain d'expérience, j'ai fait auprès de lui un apprentissage de micrographie. Plus tard, il ne m'épargna pas ses conseils, ses encouragements et m'a rendu des services de toute sorte. Si, malgré ma situation pénible d'ouvrier-étudiant, j'ai obtenu quelques résultats, je le dois en grande partie à son aide et à sa direction éclairées.

Je dois remercier également M. FRITEL, sous-directeur, et M. LAUBIÈRE, assistant du Muséum; M. MARESQUELLE, préparateur de botanique à l'École normale supérieure, et M. LEANDRI, pour la sympathie agissante. A M. BEGALA, je dois, entre autre, l'apprentissage de la microphotographie.

Ce n'est pas seulement pour exprimer mes remerciements cordiaux aux personnes susnommées que je mentionne ces complaisances, mais aussi pour démontrer un fait très

heureux et d'une haute importance de progrès humain.

Après la déplorable catastrophe mondiale, les hostilités contre les étrangers se sentaient vivement partout. A la même époque, quoique venant d'un pays « adversaire », j'ai trouvé dans les institutions scientifiques françaises le même accueil chaleureux, dont avait joui mes compatriotes avant la guerre. Cette belle preuve de l'impartialité et de l'internationalité de la science en France me causait, pendant les études, autant de joie que les recherches elles-mêmes.

PREMIÈRE PARTIE

L'ANATOMIE D'UN JEUNE CHAUME ET L'ÉTAT DE MATURATION DE SES ENTRE-NOEUDS

CHAPITRE PREMIER

Généralités.

A. — ORIENTATION PRÉLIMINAIRE.

Les chaumes du Blé, ainsi que ceux des Graminées, jeunes ou mûrs, sont composés de nœuds et d'entre-nœuds (méritalles d'après les anciens botanistes).

D'autre part, chaque pied de Blé donne plusieurs talles qui apparaissent à peu près successivement.

Un coup d'œil rapide et comparatif entre la jeune talle E (prélevée une semaine avant la floraison) et G, arrivée à la maturation complète (Voir Pl. I, fig. 1), montre les différences suivantes, concernant par exemple la longueur de leurs entre-nœuds. Ces derniers décroissent du milieu vers les deux extrémités chez la première, tandis qu'ils s'agrandissent de la base vers le sommet chez la deuxième. Pourtant la différence entre les trois nœuds basaux des deux talles est insignifiante, tandis qu'elle est marquée et frappante chez les trois autres. Ainsi, par exemple, E_1 représente $1/10$ de la longueur du chaume, tandis que G_1 , presque la moitié. Ce fait est suffisant pour attirer l'attention sur la partie supérieure du jeune chaume, où la croissance et la maturation se produisent le plus rapidement.

Une autre constatation qui se dégage facilement de la même comparaison me semble à propos et digne d'être mentionnée à cause de son importance terminologique.

L'épi du jeune chaume E, déjà bien formé, présente $1/5$ de sa longueur, tandis que cette relation est $1/16$ chez G. La différence entre ces deux épis est seulement de 1 centimètre (respectivement 8 et 9 centimètres), tandis qu'elle est de 100 centimètres entre les chaumes respectifs (40 et 140 centimètres). Pendant le laps de temps où l'épi croît du $1/8$ de sa longueur, le chaume s'allonge de $28/8$; autrement dit, l'épi de la talle E a presque accompli sa croissance en longueur, tandis que le chaume a encore à s'allonger 3,5 fois. De la sorte, l'épi, quoique apparaissant un peu plus tard, quant à sa longueur, devance le jeune chaume. C'est pourquoi, et c'est l'opinion d'un botaniste moderne (1), la talle n'est pas une tige au vrai sens du mot (porteuse de feuilles et de fleurs), mais un axe d'inflorescence, un *chaume*. Voilà pourquoi, dorénavant, dans ce texte, le mot tige dans ce sens sera remplacé par le terme *chaume*.

B. — L'ANATOMIE D'UN ENTRE-NOEUD.

Le troisième mérithalle du jeune chaume E, par sa constitution, donne une idée assez complète sur l'anatomie générale d'un entre-nœud.

Les trois coupes transversales : basale γ , médiane β et supérieure α , grossies 12,25 fois, se présentent comme trois rondelles évidées (Voir Pl. II). Elles diffèrent tout d'abord par leur grosseur, par les dimensions de leurs lacunes centrales, par l'épaisseur des parois, etc. Mais elles sont enfermées par la même ligne noire (*épiderme*), zonées de la même façon par une bande étroite et grise (*anneau scléreux*) et s'étendent vers la lacune par une région large de cellules bien marquées (*parenchyme médullaire*). Aussi les éléments figurés (*faisceaux libéro-ligneux* et *îlots chlorophylliens*) forment les mêmes colliers ornementaux.

Les mêmes rondelles, à un grossissement de 63, permettent mieux l'étude de ces éléments constitutifs (Voir Pl. III).

L'*épiderme* par exemple de la coupe γ est formé d'une

(1) BLARINGHEM, Cours sur les Monocotylédones à la Sorbonne (1926).

rangée de petites cellules pentagonales au-dessus des îlots chlorophylliens, encore plus petites et carrées derrière les faisceaux corticaux. A l'extérieur, l'épiderme est enveloppé par une pellicule mince, élastique, *cuticule*, qui par-ci, par-là, sur la première figure est soulevée. Un grossissement encore plus fort permet facilement la constatation des épaississements angulaires de la jeune cuticule entre les cellules épidermiques (visible aussi en γ). Dans les coupes non traitées, elle est fortifiée par une sécrétion de cire, et son rôle protecteur est encore mieux assuré (Photo visible. Voir la remarque p. 99).

Dans quelques coupes transversales, on peut voir que certains éléments épidermiques se transforment soit en poils très courts avec des bases trapézoïdales, soit en stomates, ces derniers toujours au-dessus du chlorenchyme (Voir Pl. V, $E_2\alpha$; Pl. XI, $D_3\alpha$).

Dans les coupes tangentielles superficielles, l'épiderme présente un aspect très particulier (le mémoire mentionné de LLOYD est très approfondi sur ce sujet) (Voir Pl. IX et VIII, $G_4\gamma$). Les grandes cellules épidermiques, ainsi que les petites, sont très allongées. Leurs parois sont dentelées, et davantage chez les premières que chez les dernières. Les unes comme les autres sont arrangées en zones alternantes : les premières dans des vallons, les secondes sur des saillies. Les stomates un peu saillants (ph. vis.) sont disposés généralement sur une rangée au milieu des vallées. Les larges cellules épidermiques, de même que les cellules étroites, sont séparées souvent par des poils. Ces poils sont accompagnés ordinairement par de très petites cellules naines (*dwarf cells*, LLOYD). Ces dernières, j'ai pu les voir « isolées » dans les méritalles avancés (Pl. VIII, $G_4\gamma$). Ces cellules naines ne donnent pas naissance aux stomates, vu leur présence dans les bandes parenchymateuses de cellules étroites, où les stomates n'apparaissent pas ($G_4\gamma$, $F_4\vartheta$). Dans les coupes longitudinales, les combinaisons de poils et de cellules naines ont l'aspect du chiffre romain VI (Pl. IX, $D_3\alpha$). Quant aux éléments allongés de l'épiderme, ils sont très étroits (même planche, même figure).

L'*anneau scléreux* consiste en quelques couches de petites

cellules isodiamétriques (plutôt polygonales que quadratiques), sans méats. Les parois de ces cellules sont imprégnées de lignine (sclérifiées), de là encore le nom de sclérenchyme. En β , ce dernier présente des parois épaisses et vraisemblablement silicifiées, phénomène plus accusé encore en α .

Dans l'anneau scléreux, il y a deux sortes d'éléments figurés : petits faisceaux (*faisceaux corticaux*) et des îlots *chlorophylliens*. Les premiers seront étudiés tout à l'heure, parallèlement aux gros faisceaux (*faisceaux médullaires*). Quant au *chlorenchyme*, il consiste en cellules plus grandes que les éléments scléreux. Elles sont polygonales, de tailles diverses (les plus grandes ordinairement au milieu de l'îlot), disposées de deux côtés des faisceaux corticaux. Elles conservent leurs parois minces, cellulósiques, formant des petits méats. Étant gorgés de chlorophylle dans les coupes non traitées, ces îlots ont reçu leur nom. Sous les stomates de l'épiderme, leurs cellules s'écartent, formant la chambre sous-stomatique.

Les cellules du sclérenchyme dans les coupes longitudinales sont très allongées en comparaison avec leur largeur et souvent s'effilent. Au contraire, le chlorenchyme garde sa forme carrée, arrondie ou palissadique, avec de grands méats (Pl. IX, D₃ α).

Le *parenchyme interne (médullaire)* est situé immédiatement en dedans du sclérenchyme (parenchyme cortical) et formé par des cellules à larges lumières, qui s'agrandissent aussi bien que leurs méats vers le centre. (Les éléments autour des faisceaux restent serrés et plus petits. Dans les jeunes entre-nœuds, ils sont plus riches en chloroplastes que les autres cellules parenchymateuses.) Les parois des cellules parenchymateuses sont minces et progressivement, vers le milieu, elles deviennent plus grêles et ondulées (Voir Pl. III, E₃ γ). C'est à cause d'un certain chimisme qu'elles se dissolvent et donnent lieu à la lacune centrale (même planche, β , γ). En γ elles gardent leur caractère cellulósique, tandis qu'en β et α une sclérification partielle se produit. Cette dernière progresse de la périphérie vers l'intérieur.

Dans la large zone du parenchyme sont parsemés les

faisceaux médullaires (Pl. III, $E_3\gamma$; Pl. X, $E_4\gamma$). Ils consistent en quelques grands vaisseaux (ordinairement 2-3) fortement lignifiés, orientés dans le sens du rayon. Deux plus grands vaisseaux, disposés symétriquement un peu plus haut dans le sens tangentiel, forment avec les premiers la figure des ciseaux fermés. Puisque les vaisseaux radiaux internes sont apparus les premiers (Pl. IX, $B_2\beta$, et X, $D_1\beta$), ils se sont sclérifiés plus tôt que les autres vaisseaux radiaux et latéraux. Le vaisseau radial externe est relié avec les vaisseaux latéraux par quelques vaisseaux beaucoup plus petits, indiqués comme *bande intravasculaire*. Tous les éléments énumérés jusqu'ici forment le *xylème (bois)* des faisceaux.

Les gros vaisseaux et la bande intravasculaire renferment presque de trois côtés le *phloème*, qui consiste en éléments polygonaux, isodiamétriques, sans méats, avec des parois minces et cellulósiques. Les plus grandes cellules sont des tubes criblés; les petites portent le nom de cellules libériennes.

Le protoxylème est entouré par le parenchyme du bois, qui est formé de petites cellules arrondies ou polygonales, avec des parois minces et cellulósiques, séparées par des méats. Autour des vaisseaux les plus âgés elles subissent une dissolution et, à la place des éléments du bois détruits, se forme la lacune du faisceau. L'affirmation de STRASBURGER et d'autres auteurs pour les Graminées, que la lacune en question est uniquement le résultat du déchirement de ces éléments cellulaires pendant la croissance intercalaire (formation rhéxigène), ne me semble pas applicable ici (1).

Les faisceaux sont entourés de petites cellules polygonales et lignifiées formant la gaine fibreuse ($E_3\gamma$, Pl. III). Aux pôles du faisceau, ces éléments sont généralement entassés.

Les *faisceaux corticaux* ont la même constitution que les faisceaux médullaires. Pourtant ils diffèrent par leur petite taille, par la réduction ou l'absence des vaisseaux radiaux, par leur liaison avec l'épiderme par de petits piliers de fibres, par leur disposition en un cercle dans le sclérenchyme.

(1) STRASBURGER, *Ueber den Bau und Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen*, Iéna, Fischer, 1891.

Toutes ces différences ne sont pas rigoureuses. Justement l'entre-nœud étudié en donne un bel exemple, dont l'analyse sera faite plus loin.

Dans les faisceaux corticaux, aussi bien que dans les faisceaux médullaires du Blé, comme chez les Monocotylédones en général, le xylème et le phloème sont groupés ensemble. De là vient leur nom : faisceaux *libéro-ligneux*. Longtemps, on n'a pas remarqué le cambium qui forme et sépare ces deux parties dans les jeunes faisceaux et on les a appelés *collatéraux* (fermés). Ce nom ne convient plus après la constatation du cambium dans les faisceaux de quelques Monocotylédones par NÆGELI, MÖBIUS, ANDERSON, etc. CHRYSLER a trouvé du cambium à la base des jeunes entre-nœuds supérieurs des Graminées, entre autres chez *Triticum sativum* (1). Je l'ai constaté aussi dans lesdits mérithalles, mais aussi plus haut, au milieu ($E_1\beta$, Pl. IV ; $D_1\beta$, Pl. X) et même tout le long d'un entre-nœud jeune plus bas (deuxième, D_2). Cela me fait croire que le cambium est présent dans les faisceaux de tous les mérithalles pendant leur jeunesse (2).

Dans les coupes longitudinales, les cellules parenchymateuses sont allongées, rectangulaires ou carrées. Leurs parois transversales forment toujours un angle droit avec les parois parallèles à l'axe du chaume (Voir Pl. IX, $D_3\alpha$, et Pl. VII).

Les vaisseaux radiaux sont de longs tubes pourvus d'épaississements annulaires, spirales, ou de la combinaison de ces deux (Pl. X, $E_4\alpha$). Généralement leurs parois transversales manquent, mais surtout vers les extrémités des entre-nœuds ils s'effilent. Les vaisseaux latéraux sont ponctués. Quant à ceux de la bande intravasculaire, ils sont généralement réticulés.

Les tubes criblés sont longs, avec des parois transversales obliques ou perpendiculaires. Les cribles sont difficiles à voir (Pl. X, $E_4\alpha \times 1045$). Les petites cellules libériennes sont plus courtes et effilées.

(1) CHRYSLER, The node of Grasses (*Botanical Gazette*, January, 1906, vol. XLI, n° 1, p. 12).

(2) En effet, il a été vu dans l'entre-nœud basal d'une toute jeune talle provenant d'un grain de l'épi de G (préparation n° 500, 20 mai 1927).

Le parenchyme du bois ressemble beaucoup aux cellules libériennes.

Les éléments de la gaine fibreuse ne diffèrent pas du sclérenchyme.

En somme, la constitution de l'entre-nœud en question est celle, typique, du mérithalle des Graminées en général : épiderme, parenchyme (cortical et médullaire) avec chlôrenchyme et faisceaux libéro-ligneux.

CHAPITRE II

L'anatomie d'une jeune talle et l'état de maturation de ses entre-nœuds.

La maturation d'un chaume est la transition de l'état jeune à l'état mûr. Par suite de l'apparition à des époques différentes des talles d'un pied de Blé, il résulte évidemment des différences de taille et probablement de constitution et de maturation entre ceux-ci. Laissant de côté les talles tardives, résultat d'irrégularités climatiques ou d'autres phénomènes, on peut négliger les petites différences des chaumes prélevés successivement. Dans ces conditions, on peut considérer les diverses talles comme des phases différentes d'un chaume primordial. Ces différentes étapes donneront une idée nette sur le processus de la maturation du chaume. D'autre part, l'examen de l'état de vieillissement des entre-nœuds d'une talle donne l'idée de la maturation dans cette dernière.

Commençons d'abord par l'étude anatomique d'un jeune chaume et par la définition de l'âge de ses mérithalles. Par suite des grandes différences d'âge entre les entre-nœuds supérieurs et inférieurs, la talle E présente un sujet convenable. Prélevée sept jours avant la floraison, elle ne mesure que 40 centimètres.

1. — L'ANATOMIE DU PREMIER ENTRE-NŒUD (SUPÉRIEUR).

Après l'étude précédente d'un entre-nœud en général, celle du chaume en question peut être abordée systématiquement, de haut en bas par exemple.

Le premier entre-nœud dont la longueur est 4 centimètres, dans sa coupe basale (Pl. IV, $E_1\gamma$), comparé à $E_3\gamma$ (Pl. III, le même grossissement — 63), frappe tout d'abord par les

petites dimensions de son diamètre, de sa lacune et de la plupart de ses éléments cellulaires.

La cuticule est très mince, avec des épaisissements angulaires marqués.

L'épiderme est régulièrement ondulé. Ses cellules s'agrandissant et diminuant continuellement et alternativement forment des guirlandes très régulières et jolies. Leurs parois sont cellulósiques.

Le sclérenchyme ne forme pas ici un anneau scléreux, mais présente des piliers des faisceaux libéro-ligneux qui ne se sont pas encore lignifiés et qui sont séparés par les îlots chlorophylliens. Ces piliers sont, soit petits et relient les petits faisceaux avec les petites saillies de l'épiderme, soit grands et jouent le même rôle entre les larges collines épidermiques et les gros faisceaux. Les premiers consistent en cinq à six couches de petites cellules, tandis que les deuxièmes en ont huit à neuf. Les unes comme les autres cellules montrent des épaisissements angulaires.

Les îlots chlorophylliens, qui ne se distinguent que par leurs éléments un peu plus gros que ceux du sclérenchyme, quelquefois se relient grâce à la non-formation de petits piliers (cela est plus clair en E_{12} , même planche IV).

Le parenchyme médullaire, composé de douze couches, a le caractère général, déjà décrit. Ses éléments cellulósiques manifestent aussi des épaisissements angulaires.

Quant aux faisceaux libéro-ligneux, ils diffèrent considérablement des types déjà étudiés. Tout d'abord les faisceaux corticaux, dépourvus de vaisseaux radiaux, ainsi que les faisceaux internes sont disposés *alternativement dans un seul cercle*. Ainsi leur nombre, d'ailleurs bien réduit (40), est le même pour les deux espèces; 2° les faisceaux internes ou plus exactement les gros faisceaux sont pourvus de piliers comme les petits; 3° leurs éléments sont très jeunes. Ainsi par exemple leurs vaisseaux latéraux, et le vaisseau externe des vaisseaux radiaux sont petits, cellulósiques, non lignifiés. Le paquet libérien n'est pas encore achevé parce que le cambium est en fonction. Voilà pourquoi il n'y a pas de traces de la bande intravasculaire. Seulement, dans

quelques gros faisceaux, la lacune est en train de se former. La gaine fibreuse ne se distingue pas. Toutes ces particularités prouvent que la partie basale du premier entre-nœud est dans un état très jeune.

Une étude comparée de la coupe médiane transversale du même entre-nœud (Pl. IV, photo E₁β) met en évidence les différences suivantes :

1. Une cuticule un peu plus épaisse;
2. Un épiderme plus marqué;
3. Un chlorenchyme et des piliers mieux formés.

4. Des faisceaux médullaires dont tous les vaisseaux radiaux sont lignifiés et les vaisseaux latéraux, restant celluloseux, ont augmenté leurs lumières ; dont le paquet libérien saute aux yeux par suite du rôle presque terminé du cambium, dont les lacunes présentent un phénomène plus général.

5. Un parenchyme interne plus large (14 couches), parce que le chimisme solubilisant n'a pas attaqué son centre (absence de lacune). Les parois cellulaires sont plus épaisses.

Toutes ces constatations indiquent que le milieu du premier entre-nœud est un peu plus différencié, plus vieilli que sa partie inférieure. Quant au chimisme qui produit la lacune centrale, il est moins accusé qu'à la base de ce mérithalle.

Une étude de comparaison semblable entre la coupe supérieure et la médiane du même entre-nœud montre (1) des différences plus prononcées, en particulier :

1. Une cuticule beaucoup plus épaisse.
2. Un épiderme moins régulièrement ondulé, dont les cellules offrent des lumières plus uniformes avec parois lignifiées. Les poils aussi bien que les stomates sont en abondance.

3. Des îlots chlorophylliens qui sont plus allongés et plus marqués entre les piliers. Les éléments cellulaires de ces derniers, étant sclérifiés, sautent aux yeux.

4. Des gros faisceaux, dont non seulement les vaisseaux radiaux, mais aussi les vaisseaux latéraux sont lignifiés ; la

(1) Même planche, E₁α.

bande intravasculaire imprégnée de lignine, qui remplace le cambium (même phénomène dans les petits faisceaux) ; les paquets libériens complètement formés ; gaine fibreuse méritant ici son nom ; présence de deux vaisseaux radiaux au lieu de trois dans les grands faisceaux et abondance de parenchyme de bois, qui donne une forme plutôt arrondie qu'elliptique de ces faisceaux.

5. Enfin, par le parenchyme médullaire, dont les parois cellulaires sont plus épaissies et en train de se lignifier d'une manière diffuse de l'extérieur vers l'intérieur. Les lumières des éléments étant plus larges, le diamètre de la rondelle est plus grand (74 divisions micrométriques au lieu de 68).

La conclusion de cette dernière comparaison est que : la partie supérieure du premier mérithalle, étant construite des mêmes éléments constitutifs que la partie médullaire, est plus différenciée, plus vieillie.

Ce vieillissement, maturation, comparé avec celui qu'a subi la partie médiane de l'entre-nœud par rapport à la base, est beaucoup plus fort, non gradué, un peu brusque.

La comparaison des trois coupes transversales démontre :

1^o Que l'entre-nœud supérieur dans toute sa longueur est construit des mêmes éléments et tissus constitutifs :

- a. Une cuticule mince ;
- b. Un épiderme ondulé ;
- c. Un sclérenchyme réduit en piliers par les îlots chlorophylliens ;
- d. Un jeune parenchyme médullaire avec des faisceaux libéro-ligneux gros et petits *alternant dans un seul cercle*.

2^o Que ces derniers (éléments constitutifs) subissent une maturation continue de la base au milieu et un peu brusque vers le sommet.

Cette maturation de bas en haut se manifeste par les caractères suivants :

- a. Épaississement de la cuticule et des membranes de toutes les cellules ;
- b. Grossissement (croissance) de tous les éléments cellulaires (conséquence — grossissement du diamètre) ;

c. Unification de l'épiderme et enrichissement par des poils et par des stomates ;

d. Allongement des îlots chlorophylliens dans le sens du rayon ;

e. Lignification des fibres et des vaisseaux ;

f. Transformation du cambium en gaine fibreuse après la formation du liber et du bois ;

g. Présence plus abondante du parenchyme de bois et absence du troisième vaisseau radial (arrondissement des gros faisceaux) ;

h. Chimisme plus actif des faisceaux (formation de leur lacune).

Donc le premier entre-nœud, constitué des mêmes éléments dans toute sa longueur, qui, ontogéniquement, est plus jeune dans son sommet et plus vieux à la base, subit une maturation discontinue au sens contraire, de la base au sommet.

2. — L'ANATOMIE ET LA MATURATION DU DEUXIÈME ENTRE-NŒUD.

Après les analyses consécutives de la partie basale, médiane et supérieure des précédents mérithalles et leurs comparaisons, une étude immédiatement comparée, des mêmes régions caractéristiques (α , β et γ) du deuxième entre-nœud, est facilitée (Voir Pl. V, $E_2\gamma$, β et α , toujours le même grossissement — 63).

La cuticule, mince à la base, s'épaissit continuellement en haut.

L'épiderme, bien ondulé et avec des guirlandes régulières en bas, devient moins ondulé et avec des guirlandes brusques au milieu pour s'arrondir et considérablement s'unifier en haut, par suite d'un aplatissement et d'une lignification des cellules. Plusieurs de ces dernières présentent des poils et des stomates.

Le sclérenchyme est composé de cinq couches de fibres avec des parois cellulósiques à la base, faiblement sclérifiées au milieu et bien lignifiées en haut.

Les îlots chlorophylliens se distinguent à peine en γ ,

deviennent marqués en β , frappants et plus grands en α . Ils sont disposés dans le sens tangentiel, tandis que leurs cellules, arrangées comme dans une palissade, sont orientées dans le sens radial.

Les petits faisceaux, ci et là avec des vaisseaux radiaux, qui ont leurs éléments cellulotiques à la base, lignifient faiblement leurs piliers et quelques-uns de ses vaisseaux en β , pour les bien sclérifier en α . Leur nombre est de 22 en γ et β et de 23 en α (Voir tableau n° 2). Équidistants, *ils sont disposés tous dans un cercle, à l'extérieur des faisceaux médullaires.*

Le parenchyme interne, composé de dix couches de cellules grêles en bas, subit vers la partie supérieure un épaississement des parois cellulaires, ainsi qu'un grossissement de leurs lumières, mais aussi une réduction de leurs rangées (8 en β et 7 en α).

Cette réduction résulte du chimisme solubilisant progressif de bas en haut ; c'est pourquoi la lacune croît de γ en α et non seulement en chiffres absolus (80, 90 et 110 divisions micrométriques ; voir tableau n° 6), mais aussi relatifs (1,7, 1,5, 1,4 par rapport au diamètre des coupes). Voilà pourquoi l'épaisseur des parois du mérithalle diminue de bas en haut.

Les faisceaux médullaires sont disposés sur un cercle intérieur ; ils sont gros ou petits. Les premiers, au nombre de 22, sont placés dans les intervalles des faisceaux corticaux, tandis que les petits sont sous-jacents lorsqu'ils apparaissent (leur nombre est seulement de 14 en γ et β , de 13 en α). Les vaisseaux latéraux des gros faisceaux sont petits et cellulotiques à la base, plus grands au milieu, grands et sclérifiés en haut. Aussi la bande intravasculaire est lignifiée en β et la gaine fibreuse à peine en α . Les petits faisceaux médullaires indiquent le même vieillissement continu. Ainsi, par exemple, celui à gauche du gros faisceau médullaire et central en α , ayant son gros vaisseau et sa gaine fibreuse très lignifiés avec un paquet libérien bien marqué, ne présente qu'un groupe étoilé de cellules cellulotiques en β , et on n'en trouve à peine des traces en γ . Il est aussi intéressant

de noter qu'un des faisceaux médullaires en γ fait une transition dans la région des faisceaux corticaux en z (Pl. XI, E₂z).

Les constatations énumérées démontrent que le deuxième mérithalle a une constitution bien particulière. Quoique ses éléments et ses tissus constitutifs soient les mêmes dans toute la longueur, ils diffèrent par leur âge, ayant subi un vieillissement de la base vers le sommet. Cette maturation qui suit la plupart des règles pour le premier entre-nœud (p. 18) paraît graduée. Pourtant, primordialement, elle s'est faite très vraisemblablement de la même façon discontinue (brusquement de bas vers le milieu et graduellement plus haut). Les différences des trois régions du mérithalle par rapport à leur maturité ont eu le temps de s'atténuer.

La constitution particulière du deuxième mérithalle se manifeste comme telle, surtout en comparaison avec le premier. Elle se distingue par :

1. Une épaisseur plus grande de la cuticule ;
2. Un épiderme moins ondulé, dont les éléments sont plus rétrécis et avec des parois plus épaissies ;
3. Un sclérenchyme qui n'est pas réduit en piliers, *mais qui a la disposition d'un vrai anneau scléreux*. Le chlorenchyme, dans ce dernier, est plus marqué, mais moins étalé, et ses îlots sont disposés dans le sens tangentiel et non radial. Les faisceaux corticaux, dont quelques-uns possèdent des vaisseaux radiaux, ont leurs piliers plus sclérifiés. Ils sont disposés *dans un cercle indépendamment des faisceaux médullaires*.
4. Un parenchyme médullaire, dont les cellules sont plus grandes et avec des parois plus épaissies. Il est sujet à une attaque de chimisme solubilisant, localisé non seulement à la base, mais agissant dans toute la longueur de l'entre-nœud. L'activité du chimisme, croissant de la base vers le sommet, cause l'agrandissement de la lacune centrale et l'amincissement des parois du mérithalle dans le même sens (1). Les faisceaux médullaires sont plus gros à cause de

(1) Cela est comparativement avec le diamètre respectif de la coupe ; autrement (absolument) l'épaisseur des parois reste la même : 25 divisions micrométriques (tableau n° 6, p. 94).

la croissance, de l'épaississement et du vieillissement de leurs éléments. Chez eux, le cambium se rencontre particulièrement à la base et quelquefois au milieu. C'est surtout la disposition des faisceaux libéro-ligneux qui est très différente et caractéristique. Les faisceaux médullaires n'alternent pas avec les faisceaux corticaux sur la même ligne concentrique, *mais sont disposés dans un deuxième cercle, intérieur. Ils sont dépourvus de piliers et plongés dans le parenchyme interne.* Étant de deux sortes d'après la taille, les gros sont placés dans les intervalles des faisceaux corticaux, tandis que les petits, lorsqu'ils apparaissent, correspondent à ces derniers. Puisque le nombre des faisceaux corticaux et celui des gros faisceaux médullaires est le même dans le mérithalle précédent (supérieur) et que les petits faisceaux internes sont beaucoup plus jeunes, il est probable que les faisceaux corticaux et les gros faisceaux médullaires du deuxième entre-nœud descendent du premier. Ils gardent leur disposition alternante, mais s'écartent dans deux cercles. Quant aux petits faisceaux médullaires, ils sont vraisemblablement en connexité avec la feuille supérieure. C'est le nombre de ces derniers qui fait la différence numérique des faisceaux entre les deux mérithalles.

D'autre part, une autre dissemblance entre les deux entre-nœuds se dégage : le degré de la maturation (la maturité) est plus avancé dans le deuxième mérithalle. La différence dans le mode de vieillissement (discontinu dans l'entre-nœud supérieur et gradué dans le deuxième) n'est qu'apparente. Très probablement, l'âge a dissimulé la maturation discontinue dans le deuxième mérithalle par l'égalisation de ses trois régions.

Toutes ces différences anatomiques et physiologiques qui peuvent se résumer en croissance et vieillissement des éléments, chimisme solubilisant plus fort, ont leur manifestation dans les plus grandes dimensions du deuxième mérithalle. Son diamètre, par exemple, est le double de celui du premier. Les éléments constitutifs restent pourtant les mêmes et dans les rapports mutuels des trois régions caractéristiques des deux entre-nœuds (basale, médiane et supérieure), il y a

une grande analogie. C'est par le groupement de ces éléments, par la disposition de ces groupements et leur degré de maturation, que les entre-nœuds en question se distinguent. *Cependant, cette distinction est tellement prononcée qu'elle assure nettement l'individualité de ces mérithalles.*

3. — L'ANATOMIE ET LA MATURATION DU TROISIÈME ENTRE-NŒUD.

Cet entre-nœud a été étudié dans le premier chapitre : l'*Anatomie générale d'un mérithalle*. Pourtant, il est utile d'y revenir pour montrer sa structure spécifique et attirer l'attention sur quelques phénomènes d'une certaine importance, passés sous silence dans l'entre-nœud supérieur et qui se répéteront plus bas. On procédera par la même méthode de comparaison de ses trois régions caractéristiques (γ , β et α).

La cuticule, mince à la base, devient épaisse au milieu et encore davantage au sommet.

L'épiderme, très faiblement ondulé en bas et avec des cellules carrées et polygonales, s'arrondit en haut, et ses éléments, subissant vraisemblablement une certaine tension périphérique, deviennent rectangulaires, allongés dans le sens tangentiel. En même temps, les parois cellulaires s'épaississent et se sclérifient.

L'anneau scléreux, composé de sept à neuf couches de fibres légèrement lignifiées à la base, s'amincit en haut (cinq rangées). Ses éléments se sclérifient et, de plus, se silicifient vers le sommet.

Le chlorenchyme en γ présente des cellules délicates, groupées en longs triangles, quelquefois tellement allongés qu'ils se relient. En β , il est représenté par des agrégats très réduits, souvent perdant complètement leur caractère chlorenchymateux à cause de la lignification des parois cellulaires. En α , il reprend sa grosseur, formant des îlots très apparents. Ce phénomène de réduction et d'augmentation du chlorenchyme dans les extrémités de l'entre-nœud indique un certain état d'équilibre du milieu et en général de tout l'entre-nœud.

Les faisceaux corticaux, au nombre de 18 (1), équidistants dans l'anneau scléreux à la base, possèdent tous un, parfois deux vaisseaux radiaux qui finissent graduellement par disparaître en haut. Leurs piliers sont courts et quelquefois tellement larges que les faisceaux corticaux paraissent toucher l'épiderme. Les fibres et les vaisseaux, lignifiés déjà à la base, subissent une sclérification ultérieure et progressive vers le sommet.

Le parenchyme médullaire, consistant en dix-neuf couches d'éléments cellulotiques à la base, se réduit à dix rangées en β et à neuf en α , dont six sont sclérifiées. Comme conséquence du chimisme solubilisant, qui est la cause de cette réduction cellulaire, la lacune centrale augmente de la base vers le sommet, et les parois de l'entre-nœud s'amincissent (lacunes : 45, 140, 141 ; parois : 50, 25, 22 ; voir tableau n° 6, E_3). Le diamètre du méridien, croissant de γ vers β , subit une diminution en α .

Les faisceaux médullaires, au nombre de 34, sont arrangés dans un cercle intérieur. Les plus gros correspondent aux intervalles des faisceaux corticaux, tandis que les moins gros leur sont sous-jacents. Déjà, à la base, ils sont complètement formés avec une bande intravasculaire et une gaine fibreuse bien lignifiée. Vers le milieu et plus haut, les vaisseaux latéraux s'élargissent et subissent aussi bien que les fibres, une sclérification progressive. En α , les faisceaux sont plus arrondis.

Faisceaux reliés. — On a déjà noté que les éléments de la gaine fibreuse sont plus nombreux et entassés sur les pôles des faisceaux médullaires. Cela est caractéristique surtout pour les faisceaux basaux (le faisceau central de $E_3\gamma$, Pl. III, en donne un bon modèle). Quand les faisceaux en question sont disposés près de l'anneau scléreux, leurs entassements fibreux les lient avec ce dernier. Ce sont les *faisceaux reliés*. Tel est, par exemple, le septième faisceau médullaire de $E_3\gamma$ (Pl. II). Le même, soit que sa liaison se réduise en haut,

(1) Leur nombre de 19 provient de la division du sixième faisceau cortical en α et du quatorzième en γ (Pl II, examiner à la loupe).

soit que les cellules parenchymateuses deviennent plus grandes entre celui-ci et le sclérenchyme, est déjà séparé de l'anneau scléreux en β et encore plus écarté en α . Il en est de même pour un autre faisceau médullaire du troisième mérithalle.

Faisceaux accolés. — Il y a aussi des faisceaux médullaires qui sont en contact immédiat avec l'anneau scléreux, nommés *faisceaux accolés*. Tel est, par exemple, le trente-deuxième faisceau médullaire en $E_3\gamma$. Le même est décollé en β et bien libre en α (Pl. II).

La réduction du nombre des faisceaux reliés et accolés de γ en α indique très bien la dispersion de ces derniers de bas en haut.

Transition des faisceaux. — La présence des vaisseaux radiaux dans les faisceaux corticaux du troisième entre-nœud supprime une des différences essentielles des faisceaux médullaires. L'absence de piliers des faisceaux corticaux, qui se produit souvent, augmente la ressemblance avec les faisceaux internes. Les plus grandes dimensions des faisceaux médullaires ne présentent pas un caractère absolu. Ainsi, par exemple, le quatorzième faisceau cortical de $E_3\gamma$ ne le cède pas en grosseur au trente-troisième faisceau médullaire. Le onzième faisceau cortical, qui est encore plus grand, tend à pénétrer dans le parenchyme médullaire. Le troisième faisceau cortical est encore plus gros et encore plus avancé vers le centre. De prime abord, il fait l'impression d'un faisceau médullaire accolé. Pourtant l'îlot chlorophyllien de son côté droit (Pl. III, $E_3\gamma$) prouve sa nature corticale. En β et surtout en α , ce *faisceau cortical* plonge totalement dans le parenchyme médullaire, c'est-à-dire *devient interne*. La disparition de son îlot chlorophyllien en est aussi une preuve.

Le deuxième entre-nœud, ainsi qu'on l'a déjà mentionné, donne le cas contraire : un faisceau médullaire rentre dans l'anneau scléreux (Pl. XI, $E_2\alpha$). Ce phénomène souligne une fois de plus la tendance de dispersion des faisceaux médullaires, de bas en haut.

Donc, une délimitation absolue entre les faisceaux corti-

caux et les faisceaux médullaires n'est pas justifiable, ni par leur structure ni par leur position.

Les caractères anatomiques des trois régions du troisième mérithalle montrent en même temps sa maturation d'apparence très continue. Primordialement, elle a été très vraisemblablement discontinue.

L'anatomie spécifique du troisième entre-nœud s'affirme par la comparaison avec le mérithalle supérieur. Cependant, les analyses de ceux-ci ont montré des différences notables d'après la hauteur des coupes. Ainsi, par exemple, en γ , l'épiderme du E_2 est ondulé, tandis qu'il est arrondi en z . Le parenchyme médullaire de $E_3\gamma$ est composé de dix-neuf couches, lequel nombre se réduit jusqu'à 9 en z . Il est évident que les comparaisons doivent se faire entre coupes équivalentes (z avec z , γ avec γ). Pourtant, s'ils s'agit des coupes terminales, cette méthode est valable pour des entre-nœuds ayant la même longueur; autrement, elle n'est pas exacte. Ainsi, par exemple, si les coupes terminales étaient faites à une distance de 2 centimètres des nœuds pour un mérithalle de 60 centimètres ($G_1 = 68$ centimètres), elles seraient alors éloignées de $1/30$ de ces nœuds, tandis qu'elles coïncideraient avec la coupe médiane dans un entre-nœud de 4 centimètres comme E_1 . Aussi le niveau des coupes terminales doit être proportionné à la longueur des mérithalles, ce qui n'est pas toujours très commode, surtout si les entre-nœuds sont courts ($D_1 = D_2 = 8$ millimètres). Une autre manière moins mathématique, mais plus morphologique, d'obtenir des coupes terminales comparables est de les exécuter au point où l'entre-nœud se rétrécit (Pl. I, schémas des coupes E_4z'). Cependant, les entre-nœuds basaux qui sont cylindriques, et le premier mérithalle, qui s'effile dans sa partie supérieure, échappent à ce procédé. C'est pourquoi les tranches terminales, quoique très importantes pour la caractéristique de l'entre-nœud, ne seront pas employées généralement comme sujet de comparaison. Les coupes médianes, au contraire, satisfont au maximum aux exigences morphologiques; techniques et d'exactitude. Le milieu de l'entre-nœud est un point bien défini et coïncide généralement

avec le plus grand diamètre du mérithalle. Il se coupe facilement, même dans des entre-nœuds très courts. Pour ces raisons, les coupes médianes seront employées pour comparer les divers mérithalles. Ces tranches peuvent être traitées, en quelque sorte, comme les caractéristiques anatomiques des entre-nœuds correspondants.

Une telle comparaison entre $E_3\beta$ et $E_2\beta$ démontre que :

1. La cuticule de $E_3\beta$ est plus épaisse;
2. Son épiderme est tout à fait arrondi, beaucoup plus unifié, et présente des cellules pressées et bien lignifiées;
3. L'anneau scléreux est bien plus lignifié et silicifié. Son chlorenchyme est considérablement ou tout à fait réduit. Les faisceaux corticaux ressemblent beaucoup plus aux faisceaux médullaires par la présence des vaisseaux radiaux (sept faisceaux corticaux en $E_2\beta$ et quinze faisceaux corticaux en $E_3\beta$), généralement par l'absence de piliers, ainsi que par leur forme et leur grosseur.
4. Le parenchyme médullaire est plus large. Ses cellules sont plus grandes, avec des parois épaisses et sclérifiées jusqu'à une profondeur de six couches. Les petits faisceaux médullaires sont beaucoup plus gros. La gaine fibreuse et les gros vaisseaux des faisceaux sont bien sclérifiés.
5. La lacune centrale est plus grande en valeur absolue que relativement, résultat d'un chimisme plus actif. Le diamètre atteint son maximum au milieu et son minimum à la base.
6. La maturation est plus continue en apparence et beaucoup plus avancée.

Toutes ces différences ne sont pas aussi spéciales et ni aussi grandes qu'entre E_2 et E_1 . Elles dénotent plutôt un caractère de *stabilisation*, d'*équilibre*, mais elles sont suffisantes pour permettre d'affirmer l'individualité du troisième entre-nœud, malgré les mêmes éléments constitutifs et l'analogie des trois régions caractéristiques : γ , β et α .

E_1 et E_3 , étant anatomiquement éloignés et bien définis, représentent, comme on le verra bientôt, deux zones différentes du chaume, tandis que le deuxième entre-nœud,

malgré sa grande divergence du E_1 , n'est qu'un mérithalle de transition.

4. — L'ANATOMIE ET LA MATURATION DU QUATRIÈME ENTRE-NOEUD.

Une étude rapide et comparative des trois coupes transversales de cet entre-nœud (Pl. VI, $E_1\beta$ et γ) démontre que :

1. La cuticule, déjà épaisse à la base, augmente en épaisseur en haut.

2. L'épiderme, composé d'éléments carrés en bas, subit en haut une forte pression radiale, et les cellules deviennent allongées. Leurs parois se lignifient et se silicifient continuellement. L'épiderme comme couche de cellules est arrondi et presque totalement uniformisé ; seulement, derrière les faisceaux corticaux, ses éléments sont moins grands.

3. L'anneau scléreux comprend à la base neuf couches de petites cellules angulaires, non seulement sclérifiées, mais aussi silicifiées. En β et en α , le nombre des rangées se réduit à six ou sept. La sclérification ainsi que la silicification sont progressives. Les cellules, subissant une pression radiale, sont orientées tangentiellement.

Le chlorenchyme à la base est abondant, présente des triangles très allongés qui se relient, non seulement entre les faisceaux corticaux, comme dans l'entre-nœud précédent, mais quelquefois à l'extérieur de ceux-ci, *formant des bandes chlorophylliennes*. En β il se réduit en triangles longs qui, en α , deviennent des petits îlots bien marqués. Les parois cellulaires sont quelquefois tellement épaissies et lignifiées qu'elles perdent une qualité essentielle pour le chlorenchyme, à savoir leur caractère cellulosique. Les bandes basales chlorophylliennes et leur réduction progressive de bas en haut, ainsi que l'*entassement asymétrique de fibres* sur le pôle intérieur des faisceaux médullaires, — deux particularités, — indiquent un nouveau déséquilibre dans le mérithalle et sont des symptômes d'un nouvel état de transition dans le chaume.

Les faisceaux corticaux, au nombre de 20, manifestent une

division notable de leurs vaisseaux latéraux. Leurs vaisseaux radiaux disparaissent en haut. Généralement leurs piliers, étant très larges, se conservent en α (s'égalisent avec le sclérenchyme ambiant) ou sont envahis et complètement remplacés par le chlrenchyme (en γ).

4. Le parenchyme médullaire, composé de dix-sept couches à la base, dont huit sont sclérifiées, montre vers le haut une réduction des rangées (11 en β et 10 en ϵ) et une lignification continue (7, 6), soit une augmentation proportionnelle du nombre des rangées sclérifiées.

La disposition des faisceaux médullaires manifeste aussi une nouveauté. D'abord, la différence de dimension entre les gros et les petits faisceaux est marquée. Puis, souvent, entre deux petits faisceaux se trouvent deux gros faisceaux superposés dans le sens radial. Ainsi, les faisceaux médullaires sont arrangés dans deux cercles. Les gros faisceaux médullaires, bien formés dès la base, sont remarquables par leur entassement de fibres sur le pôle tourné vers le centre. Leurs vaisseaux latéraux subissent un faible grossissement vers la partie supérieure. La dispersion des faisceaux médullaires de γ en α peut servir de modèle : faisceaux accolés (en γ 5, en β 3, en α 3), faisceaux reliés (2, 1, 0).

5. La lacune centrale croît continuellement de γ en α . Les parois de l'entre-nœud, par contre, s'amincissent. Quant au diamètre, il augmente jusqu'au milieu, pour décroître ensuite.

Tous ces caractères anatomiques décèlent une maturation tout à fait continue (*apparemment*).

Les particularités constitutives du quatrième mérithalle ressortent mieux par comparaison avec le troisième (objet de comparaison $E_4\beta$ et $E_3\beta$, Pl. VI et III).

La cuticule est plus forte.

L'épiderme est plus unifié, plus épais.

L'anneau scléreux est d'une ou deux couches plus large, plus sclérifié, silicifié et plus pressé. Le chlrenchyme, qui constitue une des différences essentielles, est plus abondant. Il se réduit de la base au sommet (n'atteint pas son minimum au milieu) et forme des bandes surtout à la partie inférieure.

Les piliers des faisceaux corticaux, étant aussi très larges, sont quelquefois atteints ou entièrement séparés de l'épiderme par les bandes chlorophylliennes.

Le parenchyme médullaire est plus large, c'est-à-dire le chimisme solubilisant a été moins fort. Les parois cellulaires sont plus épaisses et plus lignifiées.

Les faisceaux médullaires sont plus nombreux, mais un peu moins grands. Leur disposition en deux cercles est bien particulière, ainsi que l'asymétrie des entassements de leurs fibres.

L'amincissement des parois de l'entre-nœud, le développement de la lacune centrale et le fléchissement du diamètre suivent le même sens, mais beaucoup plus lentement. Cela souligne une fois de plus la maturation plus avancée et apparemment plus continue de E_4 .

L'apparition des bandes chlorophylliennes dans une des extrémités de l'entre-nœud et leur réduction vers l'autre (état déséquilibré), l'entassement asymétrique de fibres sur le pôle intérieur des faisceaux médullaires et la présence de quelques paires seulement de gros faisceaux médullaires entre les petits, suffisent pour faire ressortir l'individualité du quatrième mérithalle et pour démontrer sa nature de transition dans le chaume jeune.

5. — L'ANATOMIE ET LA MATURATION DE L'ENTRE-NŒUD BASAL (CINQUIÈME).

Le chaume E , étant coupé un peu au-dessous du cinquième nœud, a fourni la coupe transversale supérieure du cinquième entre-nœud (E_5). Le reste du mérithalle, étant très court, n'a donné qu'une tranche, la médiane (E_5^{str}). Son long séjour à l'air (jusqu'à la récolte générale) a influencé certains tissus délicats, le liber est presque totalement abîmé. Heureusement la plupart de ses éléments, étant bien lignifiés, n'ont pas beaucoup changé, et la coupe en question pourra servir pour caractériser le mérithalle basal (Pl. VI, E_5^2).

Une étude des deux coupes α et β permet les constatations suivantes :

1. La cuticule est forte et ne change pas avec la hauteur.
2. L'épiderme est plutôt anguleux qu'arrondi et presque complètement régulier. Ses cellules carrées, par suite du fort épaissement des parois et des lignification et silicification bien avancées, apparaissent intérieurement arrondies.
3. Les éléments de l'anneau scléreux sont encore plus avancés dans ce sens, pour les mêmes raisons. Voilà pourquoi les petites cellules sont remplies, tandis que les plus grandes, qui sont vides, deviennent elliptiques, étant plus sensibles à la tension tangentielle.

Le chlorenchyme ici est bien particulier. En α il rappelle encore les bandes chlorophylliennes de $E_4\gamma$, tandis qu'en β *ces dernières sont réunies pour former une couronne entière.* Ses cellules, comparativement plus grandes et bien arrondies, ont conservé leurs méats malgré le chimisme solidifiant. Pourtant quelques-unes ont gardé encore leurs parois cellulodiques. De haut en bas, les couches de la zone chlorophyllienne varient de deux à quatre, séparant l'épiderme de l'anneau scléreux. Voilà pourquoi les faisceaux corticaux sont dénués de leurs piliers. Disposés dans l'anneau scléreux, ils sont au nombre de vingt-huit et de grosseur différente. La plupart conservent leurs vaisseaux radiaux et montrent une grande tendance à diviser leurs vaisseaux latéraux.

4. Le parenchyme interne, composé de quinze couches en β , s'amincit en haut (10 couches); ses rangées sont lignifiées à une grande profondeur (en β dix couches, en α huit), et quelques-unes ont subi une silicification.

Les faisceaux médullaires, aussi très nombreux (quarante-deux) et de dimensions variables, montrent une solidification bien avancée. L'entassement des fibres polaires vers le centre est notable. Quatre ou cinq des faisceaux sont disposés tout près du sclérenchyme. D'autres, trois ou quatre, au contraire, plongent très profondément dans le parenchyme. De la sorte, on pourrait croire que les faisceaux internes sont disposés dans trois cercles. Cependant, on peut dire plus exactement *qu'ils sont disséminés.*

5. La lacune est très petite, preuve d'un chimisme solubilisant peu actif. Elle décroît faiblement en haut, de même que les parois de l'entre-nœud (relativement !) ainsi que le diamètre (Voir tableau n° 6).

En somme, cette structure met en évidence un état de maturation bien avancé, lent et apparemment très continu.

Les spécifications anatomiques de l'entre-nœud basal deviennent plus frappantes en comparaison avec le mérithalle supérieur.

1. La cuticule est plus forte.

2. L'épiderme est plutôt angulaire, plus régulier, composé de cellules plus courtes (carrées) et plus solidifiées.

3. L'anneau scléreux est séparé de l'épiderme et plus large (huit couches). Ses éléments sont arrondis intérieurement par suite d'une solidification plus avancée.

Le chlorenchyme se spécifie comme une *couronne chlorophyllienne*.

Les faisceaux corticaux, qui sont plus nombreux, perdent leurs piliers, mais la plupart gagnent les vaisseaux radiaux et séparent les vaisseaux latéraux.

4. Le parenchyme médullaire est plus large, plus sclérifié et même silicifié. Il présente une certaine transition du parenchyme cortical (l'anneau scléreux). Les faisceaux médullaires sont disposés dans des cercles plus nombreux (trois), ou plutôt sont disséminés. Assez différents au point de vue de la grosseur, ils ont plus de fibres polaires vers l'intérieur.

5. La lacune centrale est moins grande, non seulement en valeur absolue, mais aussi relative. Donc l'épaisseur des parois augmente ; c'est une preuve que le chimisme solubilisant a été moins fort.

6. La maturation est plus avancée et apparemment plus continue.

En résumé, cette structure bien définie et solide caractérise non seulement l'individualité du mérithalle inférieur, mais aussi la zone basale du chaume, comme il sera bientôt démontré.

6. — ÉTUDE DES ENTRE-NOEUDS
PAR DES COUPES LONGITUDINALES.

Jusqu'à présent, les mérithalles ont été étudiés sur des coupes transversales. Au commencement de ce chapitre (point II, p. 10 à 13), j'ai donné aussi quelques indications générales sur les éléments constitutifs d'un entre-nœud dans une tranche longitudinale.

Ici, je vais suivre quelques éléments constitutifs d'un même entre-nœud à des hauteurs différentes, puis dans les différents mérithalles du jeune chaume E et, en cas d'utilité, dans d'autres talles.

Un coup d'œil comparatif sur le parenchyme médullaire des trois coupes longitudinales (α , β et γ) du troisième entre-nœud, vues à un grossissement de 33 fois (Pl. VII), démontre que la plupart des grosses cellules en α sont presque aussi longues que larges, c'est-à-dire carrées. Elles sont plus allongées en β et toutes petites (plates) en γ . Ces dernières s'allongent un peu en haut, aussi bien qu'en bas et vers l'axe. Ce parenchyme interne se caractérise encore par ses parois épaisses et lignifiées en α , minces, mais toujours sclérifiées en β , très minces et complètement cellulosiques en γ . Il est évident que la partie supérieure de l'entre-nœud est plus âgée que la médiane et celle-ci plus que l'inférieure. Les jeunes et petites cellules de la base sont en train de se diviser. Leur allongement est plus brusque vers la base de l'entre-nœud que vers le sommet (Voir Pl. VIII, fig. 1, où est représentée la base entière du plus jeune entre-nœud F_2). Les rangées centrales croissent un peu plus vite que les périphériques. Toutes ces cellules en division forment la *zone de croissance internodale (intercalaire)*. Elle se trouve presque à la base du mérithalle, un peu plus haut que l'insertion de la feuille. Avec la maturation, elle monte un peu à cause de l'allongement des cellules adjacentes. Il semble que les cellules parenchymateuses en α , quoique plus âgées que celles de β , soient restées plus courtes, soit à cause de leur lignification plus avancée, constituant une gêne pour la

croissance, soit par suite du rétrécissement général de cette partie de l'entre-nœud (Voir Pl. I, fig. 2). Des coupes semblables dans les autres mérithalles du chaume démontrent que tous les éléments cellulaires croissent de bas en haut. Pourtant, ils atteignent leurs dimensions maxima au milieu par suite de la solidification moins avancée qu'au sommet et à cause de l'absence de l'influence gênante du nœud.

La longueur des cellules, ainsi que les autres dimensions des éléments constitutifs, dépendent aussi de l'ordre de l'entre-nœud. D'une façon générale, elles sont proportionnées à la longueur du mérithalle. [On doit en exclure le premier entre-nœud avancé, dont les éléments sont très courts (Pl. VIII, G₁z). Il est bien probable que c'est un moyen spécifique de renforcement, celui-ci étant obligé de supporter le poids de l'épi malgré sa longueur très grande, son petit diamètre et sa structure très simple].

L'étude du relief épidermique met en évidence d'autres différences entre les trois régions caractéristiques de l'entre-nœud (α , β et γ). Elle donne aussi d'autres moyens pour caractériser l'individualité des mérithalles et pour discerner leur ordre.

Ainsi, par exemple, les stomates sont abondants au sommet de l'entre-nœud et diminuent vers la base. Cette différence est atténuée pour les mérithalles inférieurs. Le premier entre-nœud se distingue par ses doubles rangées de stomates, dont la forme est elliptique. Dans les autres mérithalles, les rangées sont uniques et les stomates arrondis. La densité des stomates atteint son maximum dans l'entre-nœud supérieur; par contre, dans le troisième, elle est minima. L'augmentation du nombre des stomates dans les mérithalles basaux peut s'expliquer par leur longueur relativement petite, qui se reflète aussi sur leurs éléments. De la sorte, la fréquence absolue des stomates croît.

Les poils et les cellules naines, qui accompagnent ces derniers, suivent les mêmes règles que les stomates, sauf celles du premier mérithalle. Les cellules naines isolées sont rares. Elles semblent être plus nombreuses dans les entre-nœuds inférieurs, surtout vers leur base (Pl. VIII, G₄γ).

7. — ZONES DU JEUNE CHAUME.

L'analyse des entre-nœuds a démontré des différences qui caractérisent leurs spécificités. On a mentionné, en passant, que quelques entre-nœuds manifestent une constitution bien définie ou arrivent à une stabilité, à un équilibre, tandis que d'autres présentent un état intermédiaire. Le paragraphe 7 est réservé aux mérithalles typiques. La comparaison sera faite surtout sur les coupes médianes des entre-nœuds supérieur, médian et basal de la jeune talle E ($E_1\beta$, $E_3\beta$ et $E_5\beta$, Pl. IV, III et VI). De ces tranches transversales se dégagent les constatations suivantes :

1. La cuticule est mince dans l'entre-nœud supérieur, épaisse dans le médian et très épaisse dans le basal.

2. L'épiderme en $E_1\beta$ est ondulé, avec des saillies grandes et petites, alternantes. Ses éléments celluloseux forment des guirlandes régulières. Dans $E_3\beta$, l'épiderme est arrondi, unifié dans une haute mesure et teinté en jaune (silicifié). Il est plutôt angulaire, presque totalement unifié, fortement lignifié et teinté en jaune (silicifié) en $E_5\beta$.

3. Le sclérenchyme de l'entre-nœud du sommet est réduit aux piliers des faisceaux. Ses éléments sont légèrement lignifiés. Celui du mérithalle médian forme un anneau composé de cinq couches de cellules angulaires bien lignifiées. Dans l'entre-nœud basal, l'anneau scléreux est très large (huit couches) et séparé de l'épiderme. Ses fibres sont arrondies, par suite d'une sclérification et d'une silicification bien avancées.

Le chlorenchyme du premier entre-nœud est abondant, palissadique, formant de gros îlots, qui croissent de la base vers le sommet (asymétrie vers le haut) et s'orientent radialement. Celui du troisième mérithalle est plus réduit, avec minimum au milieu et orienté tangentiellement. Quant à celui du mérithalle basal, il forme toute une zone, s'élargissant cette fois vers la base (asymétrie vers le bas) et se compose de cellules rondes.

Les faisceaux corticaux, à peine formés en haut, au nombre

de vingt, sont liés avec l'épiderme par des piliers longs et étroits. Ils sont dénués de vaisseaux radiaux. Au milieu, ils sont au nombre de dix-huit et déjà bien formés (leurs bois et fibres sont sclérifiés). En ce point, ils communiquent avec l'épiderme par des piliers courts et larges. La plupart de ces faisceaux sont pourvus de vaisseaux radiaux. A la base, ils sont très nombreux (28) et de taille différente; ils sont dépourvus de piliers et séparés de l'épiderme. Leurs éléments fibreux sont silicifiés. La présence des vaisseaux radiaux est un phénomène général, et la division des vaisseaux latéraux est marquée.

Le parenchyme médullaire de l'entre-nœud sous l'épi est composé de quinze couches de petits éléments cellulotiques, qui sont attaquées par le chimisme solubilisant de la base vers le milieu. Dans le milieu du mérithalle médian, le même chimisme, mais très actif, a réduit le nombre des couches parenchymateuses à dix, et le chimisme solidifiant, agissant dans le sens contraire, en a lignifié six. Les cellules sont généralement grandes. A la base, le parenchyme interne est très large; le nombre des couches monte à quinze, malgré l'existence d'une lacune centrale. Ici, le chimisme solidifiant a été très fort: dix couches sont lignifiées, dont trois ou quatre sont silicifiées. Les lumières des cellules sont un peu moins grandes.

Les faisceaux médullaires de l'entre-nœud supérieur, au nombre de vingt, alternent avec les faisceaux corticaux, qui sont tous disposés dans un cercle. Ils sont à l'état jeune, et leur cambium est encore en fonction. Dans le mérithalle médian, leur nombre monte à trente-quatre. Gros et petits (plus jeunes), ils alternent dans un cercle (intérieur) différant de celui des faisceaux corticaux (extérieur). Les petits faisceaux médullaires sont sous-jacents aux faisceaux corticaux, et les grands sont placés dans les intervalles. Les faisceaux médullaires sont plus âgés: le cambium n'existe plus, les vaisseaux latéraux sont gros et lignifiés ainsi que la bande intravasculaire et la gaine fibreuse. La lacune des faisceaux est plus grande. Les entassements polaires de fibres sont plus grands et égaux, disposés symétriquement. A la base, les faisceaux médullaires de taille différente, augmentant jusqu'à quarante-deux, sont disposés en trois cercles ou plutôt disséminés. Quoique leurs

éléments soient un peu moins grands, leur âge est plus avancé (sclérification beaucoup plus forte). Les entassements polaires de fibres sont asymétriques vers le centre (asymétrie centripète). C'est l'opposé des faisceaux du premier entre-nœud, si l'on considère leurs piliers comme des entassements fibreux (asymétrie centrifuge).

De l'examen des coupes longitudinales, il résulte que les éléments cellulaires du premier entre-nœud sont considérablement plus courts que ceux des autres entre-nœuds (Pl. VIII, $G_{1\alpha}$).

L'étude du relief épidermique ajoute encore des caractéristiques : les stomates en haut sont elliptiques, disposés par deux dans les rangées et très nombreux. Au milieu comme à la base, ils sont arrondis, isolés dans les rangées et beaucoup moins nombreux, qu'à la partie supérieure. Les poils aussi sont plus nombreux au sommet avec minimum au milieu. Les cellules naines isolées semblent être caractéristiques surtout de la base de l'entre-nœud.

La maturité des trois régions des entre-nœuds et celle des différents mérithalles, sont aussi caractéristiques pour les niveaux en question :

L'entre-nœud supérieur mûrit discontinuellement (brusquement entre γ et β et graduellement entre β et α). Le mérithalle médian vieillit dans sa longueur à peu près graduellement, et celui de la base tout à fait graduellement. Pourtant, ces différences ne sont qu'apparentes, car la maturation primordiale a été, selon toutes les probabilités, discontinue dans tous les entre-nœuds. La différence essentielle consiste dans le degré de la maturation, c'est à dire la maturité : le sommet du chaume est encore très jeune, tandis que le milieu est complètement formé. Quant à la base, elle est presque mûre. Le degré de maturité se manifeste aussi extérieurement : l'entre-nœud supérieur est grêle et mou ; le médian est solide, l'inférieur est plus solide.

Les différences anatomiques énumérées trouvent leur expression aussi dans la dimension des entre-nœuds en

question. La longueur ainsi que le diamètre maxima sont au milieu de la talle. Les entre-nœuds terminaux, ayant presque la même longueur entre eux, diffèrent d'épaisseur (minima au premier). L'épaisseur des parois est minima au milieu et maxima au sommet du chaume ; c'est justement le contraire pour la lacune centrale. Ces deux constatations prouvent que le chimisme solubilisant est plus actif au milieu et à peine déclenché au sommet.

L'épaisseur des parois du premier entre-nœud atteint son maximum au sommet et son minimum au milieu. Dans le mérithalle médian, l'épaisseur croît de haut en bas, tandis qu'à la base elle reste presque stationnaire.

Toutes ces constatations démontrent que l'entre-nœud situé sous l'épi diffère considérablement par son anatomie, par sa maturité et par sa morphologie du mérithalle du milieu, et celui-ci se distingue beaucoup de l'entre-nœud de la base. Les autres mérithalles, quoique assez spécifiés, comme on l'a déjà constaté, ne sont que des états intermédiaires. Les premiers présentent les trois zones différentes de la jeune talle : *supérieure*, *médiane* et *inférieure (basale)*. La première se caractérise brièvement par : sa jeunesse, sa constitution simple, son asymétrie centrifuge axiale et vers le sommet (basifuge). Sa maturation est discontinue. La deuxième se distingue par : son état adulte, sa structure plus différenciée et bien équilibrée. Elle mûrit apparemment d'une façon continue. Quant à la troisième, elle se spécifie par : sa maturité avancée, sa construction compliquée, sa solidité et son asymétrie centripète et vers la base (basipète). Sa maturation est apparemment très régularisée.

8. — CONCLUSIONS DE LA PREMIÈRE PARTIE.

Puisque l'anatomie et la maturation du chaume seront abordées encore en traitant celles des autres talles de la même plante, je ne donnerai ici que quelques conclusions sur la constitution et le vieillissement du mérithalle en général et du jeune chaume en particulier.

1. Le chaume E (non épié et une semaine avant sa floraison), quoique très court, porte un épi presque totalement formé. Ses entre-nœuds croissent du milieu vers les extrémités. Ce retard et ces particularités de croissance du chaume par rapport à l'épi prouvent *sa nature d'axe d'inflorescence, de chaume et non pas de tige.*

2. Tous les entre-nœuds, dans toute leur longueur, sont constitués des mêmes éléments et tissus : cuticule, épiderme, parenchyme cortical (anneau scléreux) avec chlorenchyme et faisceaux corticaux et parenchyme interne avec faisceaux médullaires.

3. La partie inférieure du mérithalle, quoiqu'elle soit ontogéniquement la plus vieille, *devient la plus jeune, grâce à la disposition basale de la zone de croissance.*

4. Ainsi, l'entre-nœud *mûrit de bas en haut.* Cette maturation est primordialement *discontinue* (moindre vers le haut que du bas au milieu).

5. De la sorte, dans le mérithalle se décèlent trois niveaux, différant tout d'abord par leur maturité ; ce sont les *trois régions caractéristiques : l'inférieure* (γ , la plus jeune), la *médiane* (β , plus âgée) et la *supérieure* (α , la plus vieille).

6. Malgré ces ressemblances, les mérithalles diffèrent entre eux : soit par le nombre des éléments constitutifs, soit par leur groupement, soit par la disposition de ces groupes, soit enfin par le degré de maturation. De cette manière, *chaque entre-nœud se comporte comme une individualité.*

7. L'entre-nœud sous l'épi, celui du milieu et le basal sont bien définis et typiques, quant à leur constitution et leur maturation. Ils présentent les *trois zones du jeune chaume : supérieure, médiane et inférieure.* Les autres mérithalles, qui ne sont que des états intermédiaires, donnent les *zones de transitions : supérieure et inférieure.*

En somme, la jeune talle E se complique anatomiquement du sommet à la base, comme l'a démontré le premier M. BLARINGHEM, pour le chaume de Blé en général. *Ses entre-nœuds, qui frappent par leur individualité, vieillissent séparément dans le sens contraire, de bas en haut.* Cependant, par rapport

à leur ordre, c'est-à-dire le jeune chaume pris dans son intégrité mûrit aussi du sommet à la base. Cette maturation se fait avec discontinuité, simultanément mais non parallèlement, pour les éléments de même origine.

DEUXIÈME PARTIE

L'ANATOMIE ET LA MATURATION DES AUTRES TALLES

CHAPITRE III

Le parenchyme.

L'étude, plus rapide, des autres entre-nœuds et chaumes sera présentée par quelques tableaux, d'où (Voir tableau n° 1) se dégagent les conclusions suivantes :

A. — PARENCHYME CORTICAL.

1. *Dans le nœud.* — Le nombre moyen des couches cellulaires du sclérenchyme dans les entre-nœuds médians, décroît du bas vers le milieu et reste stationnaire en haut. Par exemple, pour F_3 , il est de 10 en γ et de 6 en β et α .

Dans les mérithalles supérieurs, c'est justement le contraire. Par exemple, pour F_1 : $\gamma = 3$ à 5, $\beta = \alpha = 5$ à 6.

Quant à G_6 et peut-être aussi dans les autres entre-nœuds basaux, il reste constant pour les trois régions caractéristiques : $\alpha = \beta = \gamma = 9$.

2. *Dans le même chaume.* — Dans les mérithalles d'un même chaume, le nombre des couches fibreuses augmente d'une manière continue du sommet vers la base. Par exemple pour G : $\beta_1 = 5$ à 6, $\beta_2 = 5$, $\beta_3 = 6$, $\beta_4 = 6$ à 7, $\beta_5 = 8$ et $\beta_6 = 9$ (nombres moyens des couches fibreuses).

3. *Dans les chaumes.* — Avec l'âge, le nombre des rangées scléreuses reste stationnaire et caractéristique pour les entre-nœuds équivalents. Par exemple, au milieu de tous les

deuxièmes mérithalles, il est de 5 et, aux sixièmes, il est de 9. Cependant, la maturation se reconnaît très bien sur le parenchyme cortical par l'effet du chimisme solidifiant : sclérification et silicification.

La lignification, qui dans le chaume se fait d'une façon contraire à celle de l'entre-nœud (de bas en haut), se manifeste pendant les derniers moments dans la partie supérieure des jeunes talles. Ainsi, par exemple, dans les quatre chaumes en question, elle touche à peine le deuxième entre-nœud de la plus jeune talle D. La silicification se produit de la même manière, mais avec un certain retard. En F, par exemple, elle englobe aussi F_1 , tandis qu'en E et D elle touche à peine les mérithalles basaux.

Le CHLORENCHYME, qui est une partie essentielle du parenchyme cortical, quant à ses dimensions et sa maturation, dépend de son niveau dans l'entre-nœud et dans le chaume, aussi bien que de l'âge.

Les cellules chlorophylliennes sont groupées soit en îlots, soit en bandes, soit en couronne. Dans toutes ces agglomérations, il est facile de compter les couches concentriques des éléments, dont le nombre est indiqué dans le tableau n° 1.

Dans le premier entre-nœud des jeunes chaumes, les îlots de la base sont arrondis ; ils s'allongent et s'agrandissent successivement plus haut. En α , le chlorenchyme atteint son maximum d'extension, non seulement dans le susdit mérithalle, mais aussi pour le chaume entier. En G_1 , par exemple, le nombre de ses couches croît de γ en α avec les chiffres suivants : 3 à 4, 5 à 6, 6 à 7 (Voir aussi Pl. IV, E_1 ; Pl. XIII, XIV, F_1). Avec l'âge, ces agglomérations deviennent plutôt angulaires : triangulaires à la base, polygonales au milieu (sens tangentiel) et en haut (dans le sens radial) (Voir Pl. XIII, XIV, G_1). A la base de ces entre-nœuds avancés, les îlots chlorophylliens se réunissent çà et là entre les petits faisceaux pour *amorcer la couronne chlorophyllienne* ($F_{1\gamma}$, Pl. XIV).

Dans la zone médiane, le chlorenchyme offre le minimum d'extension au milieu du mérithalle, non seulement pour

l'entre-nœud, mais aussi pour la talle. (En F_3 , par exemple, il compte seulement deux couches en β et deux à trois en α , aussi bien qu'en γ , équilibre caractéristique pour la zone médiane.) Le chlorenchyme présente au milieu du mérithalle des agglomérations vagues, pour former des îlots anguleux à la base et elliptiques au sommet, toujours dans le sens tangentiel (Voir E_3 , Pl. III). Il est intéressant de constater que les îlots basaux, qui tendent quelquefois à se rapprocher avec leurs bouts pointus dans les jeunes entre-nœuds (D_3 , E_3), réussissent à se réunir dans les mérithalles plus avancés (F_3 , G_3), mais seulement entre les faisceaux corticaux. Ainsi se forment les premières *bandes du chlorenchyme*, qui rappellent la couronne *chlorophyllienne*.

Dans la zone basale, le chlorenchyme se présente comme une *couronne*, qui sépare l'épiderme de l'anneau scléreux. Il croît du haut en bas, dépasse celui de la zone médiane, mais n'atteint pas l'abondance de la zone supérieure (par rapport au rayon). En G_6 , par exemple, le nombre des couches de $\alpha : \beta : \gamma$ augmente, comme 3 : 3 à 4 : 4.

Dans les zones intermédiaires, le chlorenchyme occupe une place correspondant à la dénomination de ces zones. Pour F_2 , $\alpha = \beta = 4$, $\gamma = 3$; pour G_5 , $\alpha = \beta = 2$, $\gamma = 3$. La couronne *chlorophyllienne* commence à apparaître à la base du quatrième jeune entre-nœud sous l'aspect de *bandes chlorophylliennes*, non seulement entre les faisceaux corticaux, mais aussi derrière eux (Voir Pl. VI, $E_4\gamma$).

Avec l'âge, beaucoup de cellules *chlorophylliennes* se sclérifient et doivent être éliminées du chlorenchyme. Ayant en vue seulement ces éléments actifs, on arrive à quelques conclusions un peu différentes des précédentes :

1. Dans les entre-nœuds, leur nombre diminue de haut en bas. Ainsi par exemple, dans un îlot quelconque, il est 30 en $F_1\alpha$, 25 en β et 20 en γ . Cette répartition du chlorenchyme est certainement en connexité avec la gaine de la feuille. Enveloppant la partie inférieure de l'entre-nœud, elle gêne la pénétration de la lumière vers la base et réduit l'activité assimilatrice de la chlorophylle.

2. Dans le chaume, on observe la même règle de réduction

du nombre. En E, il est dans un ilot quelconque en $\beta_5 = 8$, en $\beta_4 = 10$, en $\beta_3 = 10$, en β_2 davantage et en β_1 beaucoup plus encore. Très probablement, la cause de ce phénomène est la même (manque progressif de lumière vers la partie inférieure de la talle à cause de l'ombre, qui s'accroît graduellement).

3. Avec la maturation, le nombre en question diminue et disparaît presque complètement à la base des vieux chaumes. Au contraire, il est immuable à la partie supérieure.

En somme, le chlorenchyme, intact ou sclérifié, caractérise les régions des entre-nœuds, leur ordre, les zones des chaumes et leur degré de maturation. Avec l'âge, il se réduit du haut en bas, aussi bien dans l'entre-nœud que dans la talle.

B. — PARENCHYME MÉDULLAIRE.

La taille du parenchyme médullaire dépend, outre les facteurs mentionnés pour l'anneau scléreux (de la hauteur dans l'entre-nœud et dans le chaume), de l'âge et du chimisme solubilisant.

1. *Dans l'entre-nœud.* — Dans les mérithalles de la zone supérieure, le parenchyme médullaire décroît de haut en bas, parce que la lacune centrale se forme de bas en haut et ne touche pas à la partie sous l'épi. Pour E₁, par exemple, le nombre de ses couches est en $\gamma = 12$, en β et $\alpha = 15$. Dans les entre-nœuds plus mûrs, le chimisme attaque et réduit surtout les couches médianes. Pour F₁, par exemple, $\gamma = 10$, $\beta = 7$ et $\alpha = 15$. (Voir tableau n° 1, p. 89).

Dans les entre-nœuds médians, le parenchyme médullaire croît de haut en bas. Pour D₃, par exemple, $\alpha = 10$, $\beta = 11$, $\gamma = 30$. Dans les mérithalles basaux, il semble être stationnaire. Pour G₆, par exemple, $\gamma = \beta = 15$, $\alpha = 14$.

2. *Dans le chaume.* — Dans les jeunes talles, le parenchyme médullaire croît du milieu vers les extrémités. Pour D, par exemple, $\beta_1 = 15$, $\beta_2 = 12$, $\beta_3 = 11$, $\beta_4 = 13$, $\beta_5 = 14$ et $\beta_6 = 15$. Le chimisme solubilisant, devenant plus fort dans les parties supérieures des chaumes plus âgés, apporte la

correction suivante : le parenchyme médullaire croît de haut en bas. Par exemple pour F, ses couches augmentent continuellement : 7, 8, 10, 11 à 12, 15, 15.

Dans les entre-nœuds supérieurs de la talle mûre G, on voit un certain épuisement, un *vieillissement du parenchyme médullaire*, qui doit être causé par la migration des matières nutritives vers l'épi, comme l'a démontré M. ISIDORE PIERRE, par l'analyse chimique (1).

3. *Dans les chaumes.* — Dans les entre-nœuds équivalents, le nombre des couches diminue constamment avec l'âge, à cause de l'activité du chimisme solubilisant. Cette solubilisation est importante et brusque dans la zone supérieure, continue dans la zone médiane et stationnaire pour la zone basale. Par exemple, en β_1 des quatre talles, elle se traduit par les chiffres : 15, 15, 7, 7 ; en β_3 : 11, 10, 10, 9 ; et en β basale : 15, 15, 15, 15.

La sclérification et la silicification fournissent de très bonnes indications sur le mode de la maturation. Elles suivent les mêmes règles que dans le parenchyme cortical, mais se font plus tard et moins fort. Ainsi, par exemple, en D, où la lignification atteint tout l'anneau scléreux de D_2 , le parenchyme médullaire se sclérifie à peine partiellement en D_3 (seulement en β et en α). En E, où la sclérification est constatable en E_2 , la silicification se voit seulement en E_5 . En F, où la sclérification du parenchyme interne est avancée déjà en F_1 , la silicification se manifeste à peine en F_3 et dans le chaume mûr, cette dernière monte jusqu'au deuxième entre-nœud. D'autres déductions concernant le chimisme solidifiant seront faites dans le chapitre de la maturation (p. 58).

(1) PIERRE (Is.), Recherches sur le développement du Blé..., Paris, 1866.

CHAPITRE IV

Nombre, dispersion et particularités des faisceaux libéro-ligneux.

Du deuxième tableau se dégagent plusieurs conclusions concernant le nombre et la dispersion des faisceaux libéro-ligneux. Ici seront mentionnées aussi quelques-unes de leurs particularités.

A. — NOMBRE.

a. — *Nombre total.*

Le nombre total des faisceaux libéro-ligneux dépend de la hauteur de la coupe dans l'entre-nœud et dans le chaume (Voir tableau n° 2, p. 90).

1. *Dans l'entre-nœud.* — Généralement, ce nombre est le même dans toute la longueur du mérithalle. Par exemple, en E_1 , il est de 40 en γ , aussi bien qu'en β et α . En F_3 il est partout de 66, en G_6 de 77, etc. Les déviations à cette règle proviennent de la division de certains faisceaux corticaux. Cette dernière se fait vers le haut des entre-nœuds. Par exemple, en G_1 , le nombre des faisceaux est de 42 en γ , aussi bien qu'en β , tandis qu'il monte à 44 en α (division de deux petits faisceaux). En $E_5\beta$, il est de 70 et de 71 en α . $D_3\alpha$ présente une particularité curieuse : division d'un faisceau cortical en trois (Voir Pl. XI, $D_3\alpha$). Les divisions au milieu du mérithalle (un seul cas en F_2) aussi bien qu'à la base (seulement avec un faisceau en E_3) sont rares et exceptionnelles. Ce sont les premiers entre-nœuds (50 p. 100 de leur nombre) qui tiennent le record pour la bifurcation des faisceaux corticaux, mais toujours vers le sommet. Par exemple,

en F_1 , deux faisceaux se sont divisés (Voir Pl. XIV, F_1).

2. *Dans le chaume.* — Le nombre total des faisceaux libéro-ligneux varie d'après la hauteur de l'entre-nœud (Voir tableau n° 3 pour le nombre moyen des faisceaux en β dans les chaumes à six mérithalles : D, F et G).

Il est minima dans le premier entre-nœud.

Dans le deuxième mérithalle, il augmente brusquement (de 44 à 63, c'est-à-dire de 44 p. 100).

Il augmente peu ou pas dans le troisième entre-nœud (les oscillations sont pareilles).

Dans les quatrième et cinquième mérithalles, il se maintient (étant donnée la même oscillation que les précédentes).

Quant à l'entre-nœud basal, il frappe par son augmentation considérable (de 63 à 78, c'est-à-dire 40 p. 100), atteignant ainsi son maximum.

3. *Dans les chaumes.* — Dans les entre-nœuds de même ordre des talles, il varie très peu.

En résumé, le nombre total des faisceaux libéro-ligneux est minima dans l'entre-nœud supérieur ; il monte brusquement dans le deuxième entre-nœud, augmente peu ou pas dans le troisième, se maintient dans les quatrième et cinquième, pour atteindre promptement son maximum au mérithalle basal du chaume. Les fluctuations de ce nombre pendant la maturation, c'est-à-dire dans les entre-nœuds de même ordre, sont insignifiantes.

Le nombre total des faisceaux libéro-ligneux est nettement distinct dans les trois zones du chaume. Dans la zone supérieure, il est minimum. Dans la zone médiane, il augmente considérablement (de 45 p. 100). A la base, il monte aussi brusquement (encore de 20 p. 100, c'est-à-dire de 77 p. 100 en tout) pour arriver à son maximum.

La zone intermédiaire supérieure (le deuxième entre-nœud) se caractérise par une augmentation rapide (quelquefois s'égale avec la zone médiane), et la zone inférieure (les quatrième et cinquième entre-nœuds), au contraire, par une baisse légère ou par un état stationnaire.

Le nombre total des faisceaux dans le chaume à cinq mérithalles est moins grand que celui observé dans les talles à

six entre-nœuds. Dans ces chaumes il oscille, mais pas très largement (368 à 383, p. 90).

La conclusion très générale qui se dégage de toutes ces constatations coïncide avec celle de M. BLARINGHEM : le nombre total des faisceaux libéro-ligneux augmente du sommet à la base. Pourtant, cet accroissement pour cette plante n'est pas *progressif* (1), mais un peu particulier, à la façon décrite. Ainsi, aucune des talles n'a présenté le cas dans lequel le nombre maximum des faisceaux se manifeste au deuxième entre-nœud, comme dans certains exemples de *Triticum vulgare*, cités aussi par PERCIVAL (2).

b. — Nombre des faisceaux corticaux.

Il dépend aussi de la hauteur dans l'entre-nœud et dans le chaume.

1. *Dans l'entre-nœud.* — Il se conforme aux règles déjà tirées pour le nombre total des faisceaux libéro-ligneux (Voir le point précédent).

2. *Dans le chaume.* — Il monte visiblement (de 14 p. 100) dans le deuxième entre-nœud. Puis il se maintient dans les trois mérithalles suivants, pour monter brusquement dans l'entre-nœud basal (avec 71 p. 100), atteignant son maximum.

3. *Dans les chaumes.* — Avec l'âge, il montre une fluctuation insignifiante.

Donc, le nombre des faisceaux corticaux dans les talles augmente du sommet à la base discontinuellement, avec une hausse marquée dans le deuxième entre-nœud, et une autre, maxima, dans le dernier. Avec la maturation, il varie faiblement.

c. — Nombre des faisceaux médullaires.

1. *Dans l'entre-nœud.* — Le nombre des faisceaux médullaires est constant dans toute la longueur du mérithalle. Les cas exceptionnels sont le résultat d'un transit de

(1) BLARINGHEM et MIÈGE, *Mémoire*, II, p. 27.

(2) PERCIVAL, *The wheat plant*, p. 98.

certains faisceaux internes dans l'anneau scléreux, par exemple en E_2 (Pl. XI), ou d'une transition des faisceaux corticaux dans le parenchyme médullaire, par exemple en E_3 (Pl. III).

La division des faisceaux médullaires (phénomène peu rare dans les faisceaux corticaux) ne produit pas de changement, parce qu'elle ne se fait pas complètement (Voir Pl. III le faisceau médullaire inférieur à gauche, et Pl. XIII-XIV, G_1).

2. *Dans le chaume.* — Il est minimum dans le premier entrenœud. Vers le milieu de la talle, il augmente rapidement, il double. Plus bas, il se maintient ou plutôt augmente, mais d'une manière insensible. La diminution insignifiante qu'indiquent les chiffres du tableau (43 à 42) n'est vraisemblablement qu'apparente, vu la différence des oscillations, très grande au milieu (sept) et insignifiante à la base (une).

3. *Dans les chaumes.* — Le nombre des faisceaux médullaires oscille faiblement.

En somme, ces constatations confirment la règle de M. BLARINGHEM pour *Triticum turgidum*: réduction du nombre des faisceaux libéro-ligneux de la base au sommet. Pourtant, elle n'est pas ici progressive, mais discontinue (notablement rapide du milieu au sommet). Pendant la maturation, le nombre des faisceaux médullaires subit une fluctuation très légère.

d. — *Relation entre les nombres des faisceaux corticaux et des faisceaux médullaires.*

1. Dans la zone supérieure, la relation en question est de 1 à 1 (22 : 22, les faisceaux corticaux sont aussi nombreux que les faisceaux médullaires).

2. Elle est de 1 à 2 dans la zone médiane (22 à 43 ; le nombre des faisceaux corticaux est comme dans le premier entrenœud, tandis que celui des faisceaux internes double).

3. Quant à la zone basale, elle est de 6 à 7 (36 : 42 ; le nombre des faisceaux externes augmente brusquement à la base et diffère de 14 p. 100 de celui des faisceaux internes).

4. Dans la zone intermédiaire supérieure, elle est vraiment intermédiaire (de 1. à 1,5).

5. Dans la zone intermédiaire inférieure (quatrième et cinquième entre-nœuds), elle est comme dans la zone médiane (de 1 à 2).

En somme, le rapport entre le nombre des faisceaux corticaux et des faisceaux médullaires contribue à la distinction des trois zones caractéristiques du chaume : supérieure (1 : 1), médiane (1 : 2) et basale (6 : 7).

Pour conclure ce paragraphe, on peut dire que le nombre des faisceaux libéro-ligneux est constant dans la longueur des entre-nœuds, excepté dans les premiers mérithalles, où très souvent les faisceaux se bifurquent vers l'épi. Dans les chaumes, le nombre des faisceaux augmente de haut en bas avec discontinuité, caractérisant bien trois zones. Au cours de la maturation, le nombre des faisceaux subit des fluctuations très légères.

B. — DISPERSION DES FAISCEAUX LIBÉRO-LIGNEUX (1).

1. — *Dispersion par rapport à l'anneau scléreux.*

a. *Dans l'entre-nœud* (2). — Elle augmente de bas en haut. Ainsi par exemple en G_2 , le nombre des faisceaux internes reliés à la base est de 11, au milieu de 4 et en haut de 3. Celui des faisceaux accolés diminue aussi et est représenté par les chiffres : 2, 1, 1. Cette dispersion est encore accentuée par la diminution générale du diamètre de l'entre-nœud en haut (Voir tableau n° 6).

b. *Dans le chaume.* — Elle augmente, comme l'a constaté M. BLARINGHEM, du sommet à la base. Par exemple, en G, le nombre des faisceaux reliés au milieu du premier entre-nœud est de 6 ; il diminue vers la base comme suit : 4, 2, 3, 1, 1. La dispersion est beaucoup plus grande en considérant l'augmentation du nombre des faisceaux libéro-ligneux en

(1) Voir tableau n° 2, p. 90.

(2) Le premier entre-nœud est étudié plus spécialement dans la troisième partie.

bas d'une part et la diminution du diamètre de la talle, d'autre part. Voilà pourquoi les chiffres du tableau ne donnent pas une interprétation juste de cette règle.

c. *Dans les talles.* — Elle croît avec l'âge. Le nombre des faisceaux accolés dans le milieu des sixièmes entre-nœuds des talles diminue : en $D_6\beta = 4$, $F_6\beta = 3$, $G_6\beta = 1$. Un meilleur exemple est donné par les coupes médianes des premiers entre-nœuds : 23, 20, 7, 6. (Ici, la différence brusque entre E_1 et F_1 est frappante.)

2. — *Convergence et divergence des faisceaux libéro-ligneux* (1).

L'espacement des faisceaux libéro-ligneux dans l'épaisseur des parois est intéressant, mais visiblement altéré à cause de l'intervention du chimisme solubilisant, qui attaque la profondeur des parois. Par contre, la dispersion des faisceaux est plus facilement schématisable par rapport à l'axe et à la périphérie de l'entre-nœud, qui sont des points de repères constants.

a. *Faisceaux médullaires.* — Ils montrent généralement des divergences d'éloignement par rapport à l'axe de l'entre-nœud (le centre des coupes transversales).

Dans l'entre-nœud, cette divergence est nettement maxima au milieu. Par exemple, en F_1 , elle est de $1/5$, tandis qu'aux bouts du mérithalle elle n'atteint que $1/4$. Son minimum est au sommet des jeunes entre-nœuds (par exemple pour E_2 , $\gamma = 1/4$, $\beta = 1/5$ et $\alpha = 1/3$). Au contraire, dans les entre-nœuds plus avancés, il se manifeste dans leur bout inférieur (par exemple pour G_2 , $\gamma = 1/4$ à $1/3$, $\beta = 1/5$, $\alpha = 1/5$ à $1/4$). C'est parce que les éléments basaux ne sont pas gênés par une sclérification prématurée qu'ils dépassent en croissance la région supérieure et poussent les faisceaux vers le centre.

Dans le chaume à l'état jeune, la divergence décroît du milieu (en D) ou du deuxième entre-nœud (en E) vers les extrémités. Elle a son minimum à la base, où les faisceaux médullaires se trouvent jusqu'au milieu du rayon. Ainsi, par

(1) Voir tableau n° 4, p. 92.

exemple, pour les milieux des mérithalles en E, elle est de haut en bas de : $1/3$, $1/5$, $1/4$, $1/4$, $1/2$ à $1/3$. Dans les talles avancées, la divergence suit la même règle. Cependant, on peut noter une égalisation des entre-nœuds supérieurs. Ainsi en G par exemple : $1/5$ à $1/4$, $1/5$, $1/5$, $1/3$ à $1/4$, $1/3$, $1/2$ à $1/3$.

Dans les chaumes, elle augmente avec la maturation et plus sensiblement dans les parties supérieures. Par exemple, β_2 se dénombre comme suit : $1/4$, $1/5$, $1/5$, $1/5$.

Dans la zone supérieure, l'augmentation est discontinue et moyenne : $1/4$ à $1/3$, $1/3$, $1/5$ à $1/4$.

Dans la zone médiane, la divergence est plutôt continue et plus forte : $1/5$ à $1/4$, $1/4$, $1/4$ à $1/5$, $1/5$. (Le maximum est plus spécialement observé dans les deuxièmes entre-nœuds, zone intermédiaire supérieure.)

Dans la zone basale, elle est très continue et minima : $1/2$, $1/2$ à $1/3$, $1/3$, $1/2$ à $1/3$.

Dans la zone intermédiaire inférieure, elle correspond au nom de la zone.

En somme, les faisceaux médullaires des entre-nœuds supérieurs montrent une propension centrifuge, tandis que ceux des mérithalles basaux, au contraire, se montrent un peu centripètes. Avec l'âge, la divergence s'accroît dans tous les mérithalles, avec une égalisation dans les parties supérieures.

b. *Faisceaux corticaux*. — La disposition des faisceaux corticaux dépend de la hauteur dans l'entre-nœud, de la hauteur dans le chaume et de l'âge.

Dans les premiers entre-nœuds, l'écartement de l'épiderme (la convergence) croît de bas en haut, tout doucement dans les jeunes mérithalles et plus vivement dans les plus avancés. Ainsi par exemple, en E_1 , il s'interprète comme suit : $1/17$, $1/14$; $1/12$, tandis qu'en G_1 : $1/124$, $1/22$, $1/18$. Avec l'âge la convergence croît d'une manière insignifiante, mais puisque le rayon s'allonge beaucoup plus vite que les piliers, il résulte à la fin une divergence apparente. (Pour β_1 : $1/18$, $1/14$, $1/19$, $1/22$. La dimension du diamètre augmente comme suit : 70, 68, 148, 155. Voir tableau n° 6, p. 94).

Dans les entre-nœuds de la zone médullaire, le minimum d'écartement se trouve au milieu. Par exemple pour D_3 de bas en haut, il est : $1/73$, $1/171$, $1/92$. Le maximum se présente à la base des jeunes mérithalles (D, E) et au sommet des vieux (F, G). En général, dans ces entre-nœuds, l'écartement est en sens inverse de la croissance du rayon. Avec la maturation, l'écartement croît, mais moins fortement que dans la zone supérieure (par exemple, pour β_3 , il est de : $1/171$, $1/106$, $1/107$, $1/152$).

Dans les entre-nœuds basaux, l'écartement croît de haut en bas, c'est-à-dire à l'opposé de ce qui se passe dans les mérithalles supérieurs. Par exemple, en G_6 , il est de : $1/32$, $1/25$, $1/20$. Il marche parallèlement à l'élargissement de la couronne chlorophyllienne, qui fait converger les faisceaux de haut en bas. Avec l'âge, les faisceaux corticaux montrent plutôt une divergence, mais insignifiante ($1/21$, $1/36$, $1/29$, $1/25$).

Dans les zones intermédiaires, l'écartement se montre convenable pour ces entre-nœuds, par exemple E_2 , F_4 , G_4 . La croissance rapide du rayon au milieu du mérithalle cause çà et là certaines perturbations : G_2 , E_4 . Cependant les trois zones du chaume se caractérisent par un écartement défini et spécifique.

Dans les chaumes, l'écartement croît du milieu vers les extrémités. Son maximum est dans le premier mérithalle sous l'épi. Dans les talles âgés, on note une atténuation des différences entre les entre-nœuds. Par exemple pour les trois zones, il est en D comme suit : $1/18$, $1/171$, $1/21$, tandis qu'en G : $1/22$, $1/152$, $1/25$.

En somme, l'écartement des faisceaux corticaux contribue à la caractéristique anatomique des trois régions de l'entre-nœud, à la spécification des zones du chaume : état d'équilibre dans la zone médiane, asymétrie dans les deux autres. Avec l'âge il croît et les divergences s'atténuent entre les mérithalles,

La conclusion qui se dégage de ce paragraphe est que la divergence des faisceaux médullaires aussi bien que la convergence des faisceaux corticaux différencient les régions de l'entre-nœud et les zones du chaume. On notera aussi

la maturation discontinue des mérithalles et de la talle. D'autre part, simultanément et durant la maturation, on constate une propension vers l'égalisation des entre-nœuds.

3. — *Dissémination des faisceaux libéro-ligneux.*

Durant la maturation, les faisceaux libéro-ligneux subissent une dislocation considérable dans leur disposition mutuelle.

On a déjà constaté pour le premier entre-nœud du jeune chaume E que les faisceaux corticaux alternent avec les faisceaux médullaires dans un seul cercle, à travers toute la longueur de ce mérithalle (Voir Pl. IV.). En F_1 , cet aspect est conservé seulement à l'extrémité supérieure (Voir Pl. XIV). Au milieu, aussi bien qu'à la base, les faisceaux corticaux divergent un peu par rapport au centre, tandis que les faisceaux internes convergent faiblement, de façon qu'apparaissent distinctement deux cercles : extérieur, des faisceaux corticaux, et intérieur, des faisceaux médullaires. La déviation du « caractère du premier entre-nœud » se démontre par la séparation de la plupart des grands faisceaux de l'anneau scléreux (15 sur 22). En G_1 , cette déviation s'accroît (15 sur 21 ; voir faisceaux reliés, tableau n° 2, p. 90 et Pl. XIII).

Ainsi les faisceaux libéro-ligneux du premier mérithalle, sortant d'un cercle dans la partie supérieure, se disposent plus bas en deux cercles concentriques et tendent à se détacher de l'anneau scléreux. De la sorte, ils obéissent au même principe de dissémination que suivent successivement ceux du jeune chaume depuis son sommet jusqu'à la base.

On a aussi constaté que, dans le deuxième et le troisième entre-nœud du jeune chaume E, les faisceaux libéro-ligneux sont disposés en deux cercles. Pourtant, dans les deuxième et troisième mérithalles plus avancées (F_2 , G_2), cet arrangement ne se conserve plus : les faisceaux tendent à se déplacer en trois lignes concentriques. Quant au troisième entre-nœud avancé, la dislocation de ses faisceaux est encore plus prononcée. Ainsi 15 p. 100 des gros faisceaux médullaires en G_3 sont, pour ainsi dire, dédoublés, comme certains en E_4 . Plus bas, au quatrième mérithalle dès F_4 , ce pourcentage double et

détermine en même temps la disposition en quatre cercles. Dans les cinquième et sixième entre-nœuds, malgré la divergence des faisceaux internes, la dissémination des faisceaux libéro-ligneux s'accroît avec l'âge (Voir Pl. VI, E₅β, et Pl. XI, G₆γ).

Ainsi donc les faisceaux libéro-ligneux, disposés en un seul cercle dans le premier jeune entre-nœud, avec la maturation conservent cet arrangement seulement dans la partie supérieure du chaume, pour se disséminer graduellement à la base. Cette dislocation contribue particulièrement à la consolidation des mérithalles inférieurs, lesquels doivent supporter : 1° le poids de leurs congénères supérieurs, qui sont beaucoup plus longs et plus lourds ; 2° la charge de l'épi, qui s'alourdit avec l'âge. En outre, *par ladite dissémination, les entre-nœuds démontrent la propension à s'égaliser entre eux, surtout le mérithalle supérieur.*

C. — QUELQUES PARTICULARITÉS DES FAISCEAUX LIBÉRO-LIGNEUX.

1. — *Division des faisceaux.*

a. *Division des faisceaux corticaux.* — On a déjà mentionné (p. 46) que, dans un grand nombre de mérithalles (35 p. 100), les faisceaux corticaux se divisent vers leurs extrémités supérieures. Les divisions au milieu et à la base de l'entre-nœud sont exceptionnelles. Ce sont les premiers entre-nœuds (2 sur 3, c'est-à-dire 66 p. 100) qui, dans leur bout supérieur, présentent le maximum de bifurcation de ses petits faisceaux. Les petits faisceaux dédoublés dans le mérithalle sous l'épi sont faciles à reconnaître par l'absence de piliers à un âge avancé (1) (Voir Pl. XIV, F₁γ). (Souvent, dans les très jeunes entre-nœuds, les piliers ne sont pas

(1) Dans quelques variétés bulgares de *Triticum vulgare*, ces faisceaux ont été vus en grand nombre. Les exemples de Percival (*The wheat plant*, p. 98) présentent la même indication. Il semble que la division en question des petits faisceaux (corticaux) est surtout une particularité de *Triticum vulgare*.

encore formés. Ainsi par exemple en $E_1\beta$, sur vingt petits faisceaux, seulement onze en possèdent. En $F_1\beta$ et $G_1\beta$ tous sont reliés par des piliers.)

b. *Division des faisceaux médullaires.* — Les faisceaux médullaires ont quelquefois la tendance de se diviser sans y aboutir complètement. Par exemple, en E_3 (Voir Pl. III), le gros faisceau à gauche en γ montre une division nette des vaisseaux radiaux, convergeants vers la bande intravasculaire. Le paquet libérien est devenu plus large; les gros vaisseaux sont très écartés, le parenchyme du bois est abondant et le faisceau d'une façon générale est arrondi et gros. Plus haut, quoiqu'il montre tous les caractères généraux de vieillissement, il ne réussit pas à se diviser tout à fait.

Dans F_2 , il y a des cas où la division est plus avancée. Ainsi deux faisceaux en β communiquent par leur parenchyme de bois et sont englobés par la même gaine fibreuse, tandis qu'en γ c'est seulement cette gaine qui les groupe ensemble, dans un faisceau non définitivement sectionné. Dans le même mérithalle, un autre faisceau est divisé en trois, mais toujours incomplètement. Deux de ces faisceaux sont liés par leur liber, tandis que le troisième communique avec celui du milieu par le parenchyme du bois. Ces trois faisceaux sont enveloppés par la même gaine fibreuse. Ici, la division semble plus avancée en γ qu'en β .

La même tendance, dans les mêmes proportions (5 p. 100), se manifeste dans les gros faisceaux des premiers entre-nœuds. Ainsi par exemple, en G_1 , les deux rangées de vaisseaux radiaux restent parallèles en γ , β et α (Voir Pl. XIII-XIV).

En somme, la tendance à la division des faisceaux médullaires est évidente par leur constitution et probante par leur nombre (5 p. 100). Pourtant, cette division ne se fait pas définitivement.

Conclusion pratique. — La division des faisceaux corticaux, augmentant leur nombre au sommet de l'entre-nœud, rend cette région (γ) peu favorable à la comparaison des mérithalles.

2. — *Apparition des nouveaux faisceaux libéro-ligneux.*

L'apparition des petits faisceaux médullaires a été déjà étudiée dans E_2 (Voir p. 20, Pl. V). Un cas semblable se présente en G_2 (Pl. visible). Dans la coupe basale, entre les deux grands faisceaux à gauche, se trouve un groupe de toutes petites cellules polygonales ou arrondies, dont la membrane est non seulement sclérifiée, mais aussi silicifiée. Au milieu de l'entre-nœud, ces cellules sont moins nombreuses, mais plus grandes et avec des parois plus épaisses. En haut, les éléments cellulaires sont différenciés et constituent un petit faisceau avec un grand vaisseau, un paquet libérien et une gaine fibreuse bien silicifiée.

Dans le même entre-nœud, une autre file de petites cellules traverse toute la longueur du mérithalle, sans pouvoir se développer en faisceau.

Les nouveaux faisceaux, qui viennent d'être étudiés, ne dérivent pas — évidemment — d'une division des faisceaux déjà existants ; leur formation est certainement en rapport avec les feuilles (dans le premier entre-nœud, on n'en voit pas). En tout cas, dans l'entre-nœud, ils se développent de la base au sommet. Le plus souvent, on les trouve dans le deuxième mérithalle, où il y a une augmentation brusque de faisceaux, certainement en connexité avec la feuille supérieure. La maturation rapide dans cette partie supérieure du chaume ne permet pas aux éléments cellulaires de se différencier. Voilà pourquoi les nouveaux faisceaux en question se distinguent non seulement par leur petite taille, mais aussi par leur état quelquefois rudimentaire (cordon de cellules). Au contraire, dans les entre-nœuds basaux, où l'augmentation du nombre des faisceaux est plus grande (maxima), ils se développent quand même mieux, par suite de la maturation plus lente. Pourtant, ils n'arrivent pas à acquérir la grosseur des premiers faisceaux formés.

Avec la maturation, les faisceaux en question tendent à s'égaliser avec leurs congénères plus âgés.

En résumé, l'apparition des nouveaux faisceaux (ordinai-

rement médullaires) contribue aussi, dans une certaine mesure, à la distinction des régions de l'entre-nœud, de la hauteur de ce dernier et du degré de sa maturation.

3. — *Formation des faisceaux par l'attraction des fibres.*

Quelques cellules de la gaine fibreuse, qui sont en contact avec le liber des faisceaux médullaires, élargissent parfois leurs lumières. Tel est le cas par exemple avec $E_3\beta$ (Pl. III, le gros faisceau au milieu ; $D_3\alpha$, Pl. XI ; mieux encore en $F_2\alpha$, photo visible. Voir la remarque p. 99).

Ces fibres quelquefois entraînent une partie du phloème, épaississent beaucoup leurs parois, comme celles d'un vaisseau et, entourées par les éléments d'une gaine fibreuse, forment un nouveau petit faisceau interne. Un cas de cette sorte est fourni en G_2 (Voir Pl. XII) avec trois « vaisseaux » en γ et deux en α .

L'élargissement des fibres isolées en contact avec le phloème n'est pas un phénomène bien fréquent, mais la formation complète d'un nouveau faisceau médullaire, par ce processus, est très rare.

La formation accessoire des faisceaux internes, étant une rareté, ne peut pas servir d'indication pour l'étude de la maturation du chaume.

CHAPITRE V

Autres manifestations de la maturation.

A. — MODE DE LA MATURATION D'APRÈS LE CHIMISME SOLUBILISANT ET SOLIDIFIANT (1).

Dans ses études sur l'Orge, M. BLARINGHEM a constaté que les talles d'un même pied, quant à leur maturité, montrent des différences notables et présentent une certaine discontinuité dans leur maturation.

La plante ici traitée, étant susceptible d'une étude plus approfondie, a permis quelques déductions intéressantes. Examinons premièrement la solidification et la solubilisation de ses tissus.

On a déjà mentionné pour E_1 (Voir p. 18) que la maturation est brusque entre γ et β et continue entre cette dernière et α . Dans les jeunes chaumes, cette discontinuité descend (en D jusqu'au troisième entre-nœud) pour monter aux talles plus avancées en âge (E_2 , F_1). La plupart des mérithalles presque mûrs, aussi bien que les très jeunes, montrent une maturation continue (D_1 , D_2 , D_5 , E_4 , F_2 , G_1 , etc.). Pourtant, cette dernière n'est qu'apparente dans les entre-nœuds vieillis, où γ rattrappe β en maturation. Quant aux mérithalles très jeunes, leur vieillissement n'est pas encore déclenché. Donc, la maturation des entre-nœuds, non seulement du jeune chaume E, mais aussi des autres talles, se fait de façon discontinue de bas en haut (brusquement de la base vers le milieu et graduellement plus haut).

On a signalé que les entre-nœuds du jeune chaume E se distinguent notablement par leur état de vieillissement. Le degré de maturation des *entre-nœuds* du chaume donne

(1) Voir tableau n° 5, p. 93.

l'idée de la maturation générale de ce dernier. Ainsi, par exemple, celle de la talle en question (E) peut être formulée : maturation discontinue dans la partie supérieure et graduée vers la base. C'est la règle générale pour les jeunes chaumes (D, E). Au contraire, le vieillissement dans les talles avancées (F, G) est gradué ou plutôt paraît tel (les vieux entre-nœuds — basaux — sont rattrapés par les jeunes — supérieurs). La continuité de la maturation entre les premiers et les deuxièmes mérithalles peut s'expliquer par leur état très jeune en D et E et très avancé en F et G.

Le cinquième tableau met en évidence que la maturation non seulement du chaume E, mais aussi des autres talles (D, F) se fait de la base vers le sommet. Cette maturation se fait simultanément dans tous les mérithalles, mais pas avec la même rapidité. Les entre-nœuds subissent successivement une certaine accélération dans le vieillissement. Pourtant, avec l'âge, les différences de maturité des mérithalles inférieurs s'atténuent. En somme, *la talle mûrit de bas en haut d'une façon discontinue (simultanée, mais non parallèle).*

Les entre-nœuds de même ordre se caractérisent aussi par certaines particularités dans leur état de vieillissement. Ainsi, les premiers mérithalles montrent d'abord une maturation graduée, qui devient brusque pour s'atténuer ensuite. Les entre-nœuds médians se distinguent par la brusquerie de la métamorphose, tandis que les mérithalles basaux présentent la continuité. Cependant, ce dernier état est seulement une apparence. D'une façon générale, l'âge donne l'apparence de la continuité de la maturation des mérithalles.

Un coup d'œil très général sur le tableau en question, permet de constater que la maturation entre D et E n'est pas graduée, qu'elle est très brusque entre E et F et moins brusque entre F et G. Ces constatations, rapportées seulement à la talle mûre (G), permettent des conclusions saisissantes. D'après les réflexions faites sur la maturation du chaume en général (p. 15), les talles prélevées successivement peuvent être considérées comme des phases différentes de vieillissement d'un même chaume. Ainsi, la talle mûre G a été très probablement identique en maturité au chaume D, le

4 juin 1925 (date du prélèvement de ce dernier); dans le même degré de maturation que la talle E, le 11 juin 1925 (prélevée sept jours après) et dans le même état de vieillissement que F, le 18 juin 1925 (prélevée encore une semaine plus tard). Maintenant, prenant en vue le mode de la maturation pendant cette période de sept jours, il résulte que la talle G a mûri non graduellement pendant la première semaine en question, très brusquement pendant la deuxième et moins brusquement plus tard. Il est intéressant de noter que, pendant la première semaine, l'épi n'était pas dégagé des feuilles, qu'il s'est dégagé et a fleuri pendant les sept jours suivants et que son autofécondation s'est faite à partir de la troisième semaine. Donc, les phases différentes de la maturation de la talle G coïncident approximativement avec les périodes principales de la végétation. En général, *la maturation du chaume est discontinue : non graduée avant l'épiage, très brusque pendant l'épiaison et la floraison, moins brusque après la fécondation.*

En résumé, tous les entre-nœuds mûrissent de bas en haut. Au contraire, les talles vieillissent du sommet à la base. Cette maturation est discontinue (simultanée, mais non parallèle, accélérée); elle est plus énergique pendant l'épiaison et la floraison. Avec l'âge, la discontinuité s'atténue.

B. — ALTÉRATION DU CHLORENCHYME.

Le chlrenchyme est aussi un très bon indicateur des processus de la maturation des talles.

Les éléments chlorophylliens ont été déjà étudiés au point de vue anatomique. On a mentionné qu'avec l'âge le chlrenchyme se réduit à cause de la sclérification progressive (Voir p. 43). En outre, il subit un certain épuisement dans les entre-nœuds supérieurs, très vraisemblablement à cause du transport actif des matières nutritives vers l'épi (comme l'a prouvé chimiquement I. Pierre) (1), de la croissance énergétique de ces mérithalles et de leur maturation rapide.

(1) PIERRE (Is.), *Recherches sur le développement du Blé...*, Paris, 1866.

Cette altération se caractérise par un amincissement des membranes des cellules chlorophylliennes, par leur ondulation, leur décoloration et leur dissolution partielle ou complète (Voir G_1 , Pl. XIII-XIV).

Dans l'entre-nœud, l'altération avance de la base au sommet. Si son degré par exemple en F_3 , est taxé par 1, celui en β mérite 2 et en α , 3. La taxation pour D_3 est 0, 1, 2, c'est-à-dire qu'à la base du troisième mérithalle de D le chlorenchyme est encore très actif, puis s'atténue continuellement vers le haut. La discontinuité est aussi une particularité de l'épuisement. Ainsi par exemple, en G_2 , il se présente avec les chiffres : 1, 3, 4. Des particularités ne manquent pas non plus : G_1 , par exemple avec 0, 5, 4, ou G_6 , avec 1, $1/2$, $1/2$.

Généralement, l'altération du chlorenchyme apparaît après la lignification complète de l'anneau scléreux.

Dans le chaume jeune (D, E), l'épuisement chlorophyllien se démontre dans les quatre entre-nœuds inférieurs, avec le maximum au quatrième mérithalle. Dans la talle plus avancée (F), il touche aussi le premier entre-nœud, mais faiblement (minimum). Le quatrième mérithalle garde encore sa position de maximum. L'état juvénile du chlorenchyme dans les mérithalles basaux peut s'expliquer par la passivité de ceux-ci, quant au transport des matières nutritives. Dans le chaume mûr G, l'altération croît d'une manière insignifiante de bas en haut, s'accroissant vivement dans le deuxième et surtout dans le premier entre-nœud, au milieu duquel elle atteint son maximum (Voir Pl. XIII-XIV). La différence frappante entre ces deux mérithalles pris ensemble et ceux de la base s'explique par l'inactivité de ces derniers d'une part et par la croissance très rapide des premiers, à laquelle il convient d'ajouter le transport des matières nutritives vers l'épi.

L'altération diffère selon les zones. Dans la zone supérieure, elle apparaît relativement tard, à peine en $F_{1\alpha}$. En $G_{1\beta}$, elle atteint son maximum dans toute la plante. Ainsi la discontinuité dans le processus de l'altération est bien possible, marchant parallèlement avec la maturation générale.

Dans la zone médiane, on l'observe dans toutes les régions de tous les entre-nœuds. Elle s'accroît avec l'âge. Par exemple : $D_3\gamma = 0$, $\beta = 1$, $\alpha = 2$; $G_3\gamma = 1$, $\beta = 2$, $\alpha = 3$.

Dans la zone basale, elle est plus faible que dans la précédente et presque constante. C'est parce que les entre-nœuds se sont moins allongés et très lentement (disposant du maximum de temps, ils mûrissent les derniers) qu'ils ne subissent pas l'épuisement de la migration des matières nutritives pour l'épi, à cause de leur éloignement. La constance de l'altération dans cette zone est prouvée par les différences très atténuées entre la maturité des mérithalles. Une simple comparaison avec un entre-nœud avancé de la zone supérieure fait ressortir d'une façon frappante l'effet de l'altération du chlorenchyme, par exemple $G_6\beta$ avec $G_1\beta$ (Voir Pl. XI et XIII). Tous les tissus de la coupe basale sont non seulement bien conservés, mais aussi exubérants de fraîcheur.

Bref, le chlorenchyme, étant un tissu très délicat et sensible, son altération peut servir très bien pour suivre le processus de la maturation dans les talles. Cette altération indique justement que les mérithalles supérieurs, qui sont les plus jeunes, dépassent les autres avec l'âge, quant au degré de maturation et d'épuisement (*vieillesse prématurée*). C'est pourquoi ils sont plus durs à la fin de la saison que la partie basale du chaume ; pourtant, avant que les entre-nœuds supérieurs dépassent les autres, ils ont certainement passé par un état semblable (égalisation transitoire).

C. — MATURATION DE L'ÉPIDERME.

L'étude de l'épiderme apporte aussi des arguments pour l'idée de la maturation discontinue des talles.

Les notes suivantes touchent seulement le sujet pour fournir un certain achèvement à l'examen de l'épiderme, déjà abordé dans l'étude du jeune chaume E (p. 9 à 10).

Une comparaison hâtive de $E_2\beta$, $F_2\beta$ et $G_2\beta$ conduit aux conclusions suivantes :

Avec l'âge, les stomates s'arrondissent (1) (en $E_2\beta$ ils sont elliptiques, en $F_2\beta$ et $G_2\beta$ ronds) ; leur membrane se solidifie, s'épaissit, se sclérifie et se silicifie.

Les cellules épidermiques s'allongent entre les stomates ; c'est ainsi que les stomates s'éloignent, et leur nombre diminue de telle manière qu'à cinq stomates en $E_2\beta$ en correspond un en $F_2\beta$ et en $G_2\beta$. Les parois de ces cellules épidermiques s'ondulent (en $E_2\beta$ elles sont presque rectilignes), se sclérifient, se silicifient.

Les cellules épidermiques étroites subissent les mêmes changements ; pourtant elles restent toujours moins larges et ont des membranes moins ondulées que les précédentes.

Les cellules naines, qui accompagnent les poils, n'échappent pas à la sclérification ni à la silicification. Il semble que les cellules naines « isolées » apparaissent plus tard (en F, G).

En définitive, au cours de la maturation, l'épiderme change sensiblement d'aspect par l'arrondissement de ses cellules, par l'ondulation, la lignification et la silicification de leurs parois et par la déformation de ses éléments. Cette maturation paraît continue dans la zone basale et brusque vers le sommet. Elle est aussi discontinue entre les talles (très brusque entre E et F et moins entre F et G). L'âge apporte une atténuation des différences, aussi bien entre les mérithalles qu'entre les chaumes. Ainsi donc l'épiderme, pendant son développement, confirme la discontinuité de la maturation des talles.

D. — MATURATION DES CRIBLES.

Les cribles dans le liber du chaume apportent, à leur tour, des indications sur la maturation des talles. Ils sont, d'une façon générale, difficiles à voir et ont presque échappé aux descriptions des botanistes anatomistes. Mon effort pour les trouver dans une vingtaine de variétés de Blés bulgares a été couronné de succès. Ces dernières étaient coupées très jeunes, trois semaines avant la floraison, au-dessus du qua-

(1) Le même changement est subi par les stomates dans le chaume de haut en bas. Dans l'entre-nœud supérieur, ils sont elliptiques sur deux rangées ; ils s'arrondissent et s'arrangent l'un après l'autre, dès le deuxième mérithalle.

trième nœud ; elles ont montré des différences considérables, quant à la netteté de leurs cribles (généralement visibles par immersion, il y eut des cas où ils furent frappants par un grossissement à sec de 600 à 700 fois).

Pour la plante étudiée, ils ont été constatés même dans une très jeune talle (B) (1), dont la longueur ne dépassait pas 3 centimètres. C'est seulement dans le chaume E qu'ils ont été examinés d'une façon suivie.

Présents partout, ils s'épaississent et deviennent plus accessibles à l'œil, du sommet vers la base de la talle (Voir Pl. X, E_{4z} et E_{4γ}). [Le liber de l'entre-nœud basal (E₅) fut presque totalement détruit, à cause du séjour en terre de ce mérithalle jusqu'à la récolte. Pourtant, il n'y a pas de raison de croire qu'il fait exception à la susdite règle.]

En F, les cribles ont été trouvés dans les mérithalles basaux, sans recherches expresses. Dans la talle mûre (G), ils ont été vus à l'état avancé, bouchés par des cals (en G₅ et G₆). Toutes ces constatations ont été faites dans les coupes traitées de la manière déjà décrite (p. 5). Les colorants spéciaux, dont l'emploi fut conseillé par M. le professeur MANGIN pour l'étude de la callose, n'ont pas donné de résultats particuliers.

Cet examen non suivi des cribles dans le chaume de Blé prouve, tout de même, qu'ils y existent, mais sont difficiles à voir. Avec la maturation, ils s'épaississent et deviennent plus visibles. Dans un âge avancé, ils se bouchent par des cals. Tous ces phénomènes des cribles sont des indications de plus pour la maturation du chaume.

(1) La plante étudiée a donné, hors des quatre premiers chaumes (D, E, F et G), encore d'autres chaumes au nombre de quatre, plus tardifs et apparaissant irrégulièrement : A, B, C et C' (Voir p. 15).

CHAPITRE VI

Mensurations morphologiques du chaume (1).

Dans les recherches anatomiques, une étude morphologique du sujet, quoique très restreinte, ne devrait pas trouver place. Cependant, entre ces deux sortes d'études, il se dégage un certain parallélisme utile pour l'explication des faits. Voilà pourquoi des mensurations ont été entreprises, à titre de complément indispensable.

A. — LA LONGUEUR.

On a vu (p. 8) que la longueur des entre-nœuds du jeune chaume diffère considérablement des mérithalles de la talle mûre. En D et E, c'est-à-dire, deux ou une semaine avant la floraison, les mérithalles décroissent du milieu vers les extrémités (plus rapidement vers l'épi). En E, cette décroissance se montre avec les chiffres : 40, 60, 150, 110, 40 millimètres (entre D_1 et D_2 , les différences dans la croissance ne se sont pas encore déclenchées : 8, 8). Pendant la floraison, ainsi que plus tard, se manifeste toute une autre orientation ; les entre-nœuds décroissent de haut en bas. Par exemple pour G : 680, 265, 195, 150, 75, 32.

Les différences anatomiques des mérithalles et leur degré de maturation correspondent aux dissemblances longitudinales : elles sont plus grandes entre les entre-nœuds supérieurs du jeune chaume (où la maturation est discontinue) et s'égalisent vers la base (le vieillissement devient gradué). Aussi, dans la talle mûre, les mérithalles supérieurs, plus vieillis que les basaux, les dépassent en longueur.

(1) Voir tableau n° 6, p. 94.

La longueur des entre-nœuds dans la talle mûre ne suit pas la loi de NOWATZKI : (La longueur d'un entre-nœud quelconque est égale à la longueur moyenne des mérithalles immédiatement voisins).

LONGUEUR DES ENTRE-NŒUDS EN MILLIMÈTRES DE LA TALLE MÛRE (G).

ENTRE-NŒUD.	LONGUEUR RÉELLE.	LONGUEUR THÉORIQUE.	REMARQUE.
1	680	»	
2	265	437,5	
3	195	207	
4	150	135	
5	75	91	
6	32	»	

Dans les mérithalles de même ordre, la longueur croît avec l'âge. Cette croissance est continue à la base et au milieu ; elle est brusque et très forte au sommet. (La longueur double dans la zone basale et médiane, tandis qu'à la zone supérieure elle augmente quatre-vingt-cinq fois ! Ainsi le premier entre-nœud, qui, deux semaines avant la floraison, est le plus court parmi ses congénères, atteint à la fin de la saison la moitié de tout le chaume.)

Le mode de maturation des talles d'après leur anatomie, très brusque entre E et F, moins brusque entre F et G, est probant, aussi par rapport à la longueur totale des chaumes : $> 254, 400, > 790, 1\,397$ ($>$ entre-nœud coupé).

Donc, il y a un grand parallélisme entre la croissance longitudinale du chaume et sa maturation anatomique.

B. — L'ÉPAISSEUR (LE DIAMÈTRE).

L'épaisseur des entre-nœuds dépend de la hauteur dans le chaume et de l'âge.

Dans le premier mérithalle jusqu'à la floraison, elle diminue du haut en bas. Par exemple, pour F, le diamètre en $\alpha = 170$ divisions micrométriques, $\beta = 148$, $\gamma = 130$. Après cette période, par contre, l'épaisseur augmente pour fléchir tout près de la base ($G_1\alpha = 90$, $\beta = 155$, $\gamma = 135$).

Dans la zone médiane et les zones intermédiaires, l'épaisseur est maxima vers le milieu de l'entre-nœud, tandis que le diamètre minimum, est dans la région inférieure. Par exemple pour E_2 , $\alpha = 160$, $\beta = 140$, $\gamma = 135$; pour F_3 : 180, 240, 155; G_4 : 200, 215, 165.

Dans le sixième mérithalle, le diamètre croît faiblement de bas en haut (1).

L'épaisseur des entre-nœuds d'un même chaume décroît du milieu vers les extrémités. Plus les mérithalles sont jeunes, plus les différences dans les diamètres sont grandes. C'est pourquoi la décroissance en question est plus prononcée dans la partie supérieure des jeunes talles, tandis qu'elle s'atténue dans leurs entre-nœuds inférieurs et dans les chaumes avancés. Ainsi, par exemple, le diamètre en β de D_1 et E_1 se double en D_2 et E_2 (de 70 et 68 à 140), tandis qu'entre D_5 et D_6 il varie de $1/32$ et, entre G_1 et G_2 , de $1/3$.

Dans les entre-nœuds de même ordre, l'épaisseur croît avec l'âge. Cette augmentation est brusque dans la partie supérieure des talles; elle s'atténue vers le bas. Ainsi, par exemple, le diamètre double entre $E_1\beta$ et $F_1\beta$, tandis qu'il augmente seulement de $1/18$ entre $E_5\beta$ et $F_5\beta$. Ici, le parallélisme avec la maturation anatomique est parfait.

Pour les zones, l'épaisseur atteint son maximum dans la zone médiane, qui se développe avec l'âge d'une façon continue seulement en apparence. Dans la zone supérieure, elle est minima, croissant avec discontinuité (doublement entre E_1 et F_1 , différence insignifiante entre F_1 et G_1 et non déclenchée entre D_1 et E_1). Pour la zone basale, l'épaisseur croît régulièrement avec continuité (en apparence), mais très faiblement. Le diamètre des mérithalles dépend surtout de la proximité des nœuds, qui le réduisent et altèrent souvent le parallélisme morphologique-anatomique, qui, d'une façon générale, est probant dans ce cas. Il est encore intéressant de savoir que les entre-nœuds du chaume mûr (G) montrent des différences moins grandes par rapport au diamètre en ques-

(1) Cette conclusion est tirée des mensurations faites sur les talles mûres de la plante 7c de la même lignée.

tion, c'est-à-dire qu'ils indiquent une tendance à l'égalisation des parties.

C. — L'ÉPAISSEUR DES PAROIS.

* L'épaisseur des parois dépend aussi de la hauteur et de l'âge (1).

Dans les premiers entre-nœuds, son maximum est dans leur région supérieure, non touchée par le chimisme solubilisant, tandis que son minimum est au milieu. Par exemple, en G_1 , $\alpha = 45$ (maximum), $\beta = 25$ (minimum) et $\gamma = 35$. (En $E_1\beta$, le chimisme solubilisant est en train de se déclencher.)

Dans le deuxième mérithalle, l'épaisseur diffère par son maximum, qui est à la base, par exemple, $G_2\alpha = 30$, $\beta = 27$, $\gamma = 55$ (maximum). α est plus exposé au chimisme en question que γ , mais moins que β .

Dans les troisièmes, quatrièmes et cinquièmes entre-nœuds, l'épaisseur croît de haut en bas, avec minimum au sommet et maximum à la base. Par exemple, en D_3 , $\alpha = 40$, $\beta = 45$ et $\gamma = 75$; en E_4 : 30, 35, 40; en G_5 : 42, 45, 58.

Quant au sixième mérithalle, il est plutôt stationnaire. En G_6 par exemple, $\alpha = 50$, $\beta = 55$, $\gamma = 50$, ou relativement au diamètre: 3,4, 3,09 et 3,2.

Les trois zones des chaumes se distinguent d'après l'épaisseur des parois.

Dans la zone supérieure, le maximum est sous l'épi (partie non affectée par le chimisme solubilisant), le minimum au milieu de l'entre-nœud (partie moins accessible que la base).

Dans la zone médiane, le maximum est à la base, le minimum au sommet (chimisme solubilisant maximum).

(1) Cette épaisseur dépend du chimisme solubilisant, et sa largeur absolue ne donne pas toujours une idée aussi juste du phénomène, que le rapport de l'épaisseur avec le diamètre de la coupe (*épaisseur relative*). Ainsi, par exemple, l'épaisseur en question, dans le deuxième entre-nœud de E, est de 25 divisions micrométriques, dans les trois coupes. Pourtant les épaisseurs relatives décèlent une augmentation de haut en bas (6,4, 5,6, 5,4). En F_4 , l'épaisseur maxima est en β , où justement se trouve l'épaisseur minima relative, etc. C'est ainsi que les conclusions, étant tirées des mensurations relatives, seront quelquefois en contradiction avec les chiffres absolus.

Dans la zone basale, l'épaisseur est plutôt stationnaire.

La zone intermédiaire supérieure, par rapport à l'épaisseur en question, est transitoire ; l'inférieure rappelle la zone médiane.

Dans les entre-nœuds d'un chaume, l'épaisseur augmente du sommet à la base. Par exemple, les β de G sont : 25, 27, 35, 40, 45 et 55. Cependant, par rapport au diamètre, elle croît du troisième mérithalle des jeunes chaumes et du deuxième des talles avancées vers les extrémités. Cette décroissance est brusque dans les jeunes chaumes et continue dans les vieux, mais toujours plus rapide vers le sommet que vers la base (parallélisme). Ainsi, par exemple, en D, de haut en bas, elle se représente par les chiffres : 2, 4, 4,9, 4,4, 4, 3,1 et en G : 6,2, 8,66, 7, 5,37, 3,93, 3,09.

Avec l'âge, dans les premiers entre-nœuds des talles, l'épaisseur diminue faiblement en chiffres absolus (pour β_1 par exemple : 35, 30, 24, 25). Cependant, cette diminution, causée par le chimisme solubilisant, est beaucoup plus prononcée en chiffres relatifs : 2, 2,27, 6,17, 6,2 (l'épaisseur en F est presque trois fois moins grande qu'en E, parallélisme). En α , il n'y a aucun changement de l'épaisseur, parce que cette région est pleine, mais l'épaisseur absolue croît. Quant à γ , à côté d'une croissance insignifiante absolue, il y a une discontinuité frappante entre E et F et moins grande entre F et G (parallélisme ; voir p. 66).

Dans la zone médiane, elle diminue aussi bien en chiffres absolus qu'en chiffres relatifs. Cette réduction n'est pas aussi grande ni aussi continue que dans la zone précédente (parallélisme). Pour D, F et G, elle se traduit par les chiffres : 45, 45, 35 ou 4,9, 5,3, 7.

Quant à la zone basale, au contraire, l'épaisseur croît d'une façon insignifiante ou plutôt reste stationnaire, par rapport au diamètre : 3,1, 3,5, 3,4, 3,09. Cela veut dire que le chimisme solubilisant est inactif et la destruction de la moelle ne se fait plus (parallélisme).

Dans les zones de transition, l'épaisseur est *intermédiaire*.

Ces derniers cas mettent en évidence le grand parallélisme en question par rapport à l'épaisseur des parois, surtout

entre les talles différentes ; il ne s'observe pas dans les chaumes ou les entre-nœuds d'un même chaume. Les causes en sont probablement l'influence des nœuds, la disposition de la zone de croissance, etc.

D. — LA LACUNE.

Les dimensions de la lacune dépendent de sa hauteur dans l'entre-nœud, dans le chaume et de l'âge.

Dans les jeunes mérithalles, elle est 0 sous l'épi (l'entre-nœud est plein) et atteint son maximum au milieu. Elle se forme ici de bas en haut et, dans le très jeune mérithalle D_1 , elle n'a pas encore atteint son milieu (Voir Pl. XIII, $D_1\beta$).

Dans les entre-nœuds médians, le minimum, au contraire, est à la base et le maximum reste au milieu. En D, $\gamma = 0$, $\beta = 130$ divisions micrométriques, $z = 110$; en G, 82, 175, 55.

Dans les mérithalles basaux, le maximum est dans la région supérieure, tandis que le minimum est au milieu (seulement d'après G_6).

La zone intermédiaire supérieure se comporte presque comme la zone médiane ; dans la zone inférieure, le maximum est plus souvent en z et le minimum en γ .

Dans les jeunes chaumes, la lacune décroît du troisième entre-nœud vers les extrémités. En E par exemple : 4, 90, 140, 80, 75 et relativement : 17, 1,5, 1,36, 2, 2,3. Ce n'est pas le cas pour G par rapport à ses chiffres absolus : 105, 180, 175, 135, 87, 60. Pourtant, les données relatives sont en harmonie avec ladite règle : 1,5, 1,30, 1,11, 1,59, 2,03, 2,83. La décroissance est particulièrement grande entre le deuxième et le premier mérithalle des jeunes talles.

Avec l'âge, la lacune croît dans les entre-nœuds de même ordre. Cette croissance est brusque dans la zone supérieure, continue dans la zone médiane et plutôt stationnaire dans la zone basale. Ainsi, par exemple, les chiffres absolus pour β_1 sont : 0, 4, 100, 105 ; pour β_3 : 130, 140, 150, 170, et pour β_6 : 55, 75, 60. Ici, la marche des chiffres est en plein accord avec les caractères anatomiques et le mode de la maturation.

[Dans les zones intermédiaires, la lacune tient une place qui convient à ces zones.

En somme, le parallélisme morphologique-anatomique par rapport aux dimensions de la lacune est incontestable.

Ce chapitre contribue donc encore à la distinction des trois régions de l'entre-nœud, à la confirmation de l'individualité des mérithalles, à l'affirmation des différences entre les talles. Cependant il met en valeur, en même temps, une égalisation des entre-nœuds avancés dans le chaume. Il faut aussi noter que les données morphologiques sont, d'une façon générale, en accord avec les caractères anatomiques et en pleine harmonie avec la marche de la maturation.

TROISIÈME PARTIE

ÉGALISATION ANATOMIQUE DES ENTRE-NŒUDS

Cette partie, opposée à la première, est la conséquence logique de la deuxième. Voilà pourquoi les conclusions de ces deux parties seront faites en même temps.

CHAPITRE VII

Anatomie et maturation de l'entre-nœud supérieur.

L'examen du premier mérithalle est intéressant, non seulement à cause de l'égalisation avec les autres entre-nœuds, mais aussi parce qu'il prépare les conclusions générales, car, comme il sera démontré tout à l'heure, il résume l'anatomie et la maturation du chaume entier. Cette étude sera documentée, non par des tableaux, dont les données, comme tous les chiffres, sont mortes et un peu abstraites, mais par les images vives et impartiales, fournies par l'objectif microphotographique.

A. — EXAMEN DES COUPES MÉDIANES (1).

Une comparaison entre les tranches médianes des entre-nœuds supérieurs des quatre talles permet les constatations suivantes :

La *cuticule* en $D_1\beta$ est aussi mince qu'en $E_1\beta$, mais elle s'épaissit brusquement en $F_1\beta$, pour se désagréger en $G_1\beta$.

L'*épiderme* ne diffère pas beaucoup dans les deux premières

(1) Voir Pl. XIII, $D_1\beta$; IV, $E_1\beta$; XIII, $F_1\beta$ et $G_1\beta$.

coupes, soit par son ondulation consécutive, soit par ses guirlandes régulières d'éléments cellulósiques. Cependant, dans les deux autres mérithalles, il frappe par une propension vers l'irrégularité de ses guirlandes, par l'aplatissement de ses cellules, par la forte lignification de leurs parois et même par la silicification de ces derniers en $G_1\beta$.

Le *sclérenchyme* est représenté en $D_1\beta$, aussi bien qu'en $E_1\beta$, par les piliers des faisceaux libéro-ligneux. Les éléments de ces derniers en $D_1\beta$ sont à peine au début de leur lignification et se sclérifient un peu plus en $E_1\beta$. Au contraire, en $F_1\beta$, le sclérenchyme se présente comme un anneau fibreux plus ou moins indépendant des faisceaux médullaires. Ses éléments ici sont fortement sclérifiés, épaissis jusqu'à devenir arrondis. En $G_1\beta$, les fibres sont de plus silicifiées. Pourtant, *le nombre des couches fibreuses dans toutes les coupes reste constant, c'est-à-dire ne varie pas avec la maturation* (nombre moyen !).

Le *chlorenchyme* présente des agglomérations de cellules à peine marquées en $D_1\beta$, des îlots plus visibles en $E_1\beta$. Ces derniers sautent aux yeux en $F_1\beta$ et $G_1\beta$. Leurs éléments palissadiques, dans la plupart des cas, sont épuisés et abîmés en $G_1\beta$.

Les *petits faisceaux* dans la plus jeune tranche sont caractérisés par l'absence générale de vaisseaux radiaux, par leur phloème, composé de cellules peu nombreuses, mais très visibles, et par des piliers en voie de sclérification. Ceux de la deuxième coupe, se distinguent par l'apparition, çà et là, de vaisseaux radiaux, par la formation avancée du paquet libérien et par des piliers faiblement lignifiés. Quant aux petits faisceaux de la troisième coupe, ils impressionnent par la présence régulière des vaisseaux radiaux qui, avec les vaisseaux latéraux, la gaine fibreuse, la bande intravasculaire (ces deux dernières apparues ici) et les piliers, subissent une lignification complète. Dans la dernière tranche, les fibres se silicifient. De cette manière, le développement anatomique des petits faisceaux dans le premier mérithalle, durant la maturation, ressemble à celui des faisceaux corticaux du jeune chaume entier (comparer $E_1\beta$, $E_3\beta$ et $E_5\beta$; Pl. IV, III et VI).

Le *parenchyme médullaire* en $D_1\beta$ et $E_1\beta$ est composé de

quinze couches d'éléments cellulotiques, qui remplissent les coupes entières. Il montre un relâchement des cellules vers le centre de la première tranche et des traces de solubilisation dans la deuxième. Dans la troisième coupe, au contraire, bâille une grande lacune centrale, qu'environnent sept couches de grandes cellules parenchymateuses, bien sclérifiées. Quant au parenchyme de la quatrième rondelle, qui a subi l'effet du chimisme solubilisant dans les mêmes proportions, il manifeste une certaine silicification de ses couches extérieures, un épuisement de ses rangées intérieures, et montre quelques cystolithes (1). Ces dernières se voient seulement dans le chaume mûr (G), peut-être parce que les membranes lignifiées de ses cellules protègent les cystolithes contre les produits chimiques (2).

Les *grands faisceaux* de $D_1\beta$ se caractérisent par la pleine activité de leur cambium. Dans le paquet libérien, les quelques cellules du phloème sont bien marquées. Les lacunes des faisceaux sont encore rares. Ce sont seulement les vaisseaux radiaux en train de se sclérifier. Les gros faisceaux de $E_1\beta$ sont un peu plus développés, par la formation complète du liber, par l'arrêt du cambium, par les vaisseaux, qui sont plus grands, par la fréquence de la lacune intérieure et par la sclérification plus marquée des piliers. Les mêmes faisceaux de $F_1\beta$ ont une bande intravasculaire (à la place du cambium), une gaine fibreuse, qui non seulement comme les vaisseaux radiaux, mais aussi comme les vaisseaux latéraux, sont très sclérifiés. La lacune intérieure de ces faisceaux est plus grande. Sur leur pôle extérieur s'entassent plusieurs fibres, qui tendent de relier les faisceaux avec le sclérenchyme (ici anneau scléreux). Malgré ces ligatures fibreuses, la plupart des gros faisceaux (15 sur 22) *réussissent à se détacher de l'anneau scléreux et à se placer dans un cercle plus intérieur que celui des faisceaux corticaux*. Cette disposition des faisceaux libéro-ligneux en deux cercles est, comme on l'a noté, caractéristique du deuxième entre-nœud (p. 22). En $G_1\beta$, la destruc-

(1) PRANKERD, Statocytes of the wheat halm (*The botanical Gazette*, vol. LXX, 1920, p. 140).

(2) Ces cystolytes n'ont montré aucune particularité, quant à leur disposition dans les entre-nœuds et dans le chaume, vu la méthode des coupes (Voir p. 5).

tion partielle du liber, le grand diamètre des vaisseaux, la silicification des éléments fibreux, les grandes dimensions de la lacune interne, prouvent l'état encore plus avancé de cette rondelle.

Ainsi, tous les caractères anatomiques dénotent une maturation discontinue du premier mérithalle : graduelle entre $D_1\beta$ et $E_1\beta$, très brusque entre ce dernier et $F_1\beta$ et moins brusque vers $G_1\beta$.

Le chimisme solubilisant a agi de la même façon discontinue. De ses manifestations, mentionnons seulement les dimensions de la lacune centrale : 0, 4, 100, 105.

Enfin, toutes les données morphologiques, déjà interprétées, prouvent la même discontinuité. Citons seulement ici la longueur des entre-nœuds : 8, 40, > 360, 680 millimètres.

En conclusion, le milieu du premier mérithalle, pendant sa maturation discontinue, arrive à une disposition de ses faisceaux libéro-ligneux, caractéristique pour le deuxième entre-nœud (en deux cercles) et à un développement de ses petits faisceaux (corticaux) *comme dans le chaume, du sommet à la base.*

B. — EXAMEN DES COUPES TRANSVERSALES SUPÉRIEURES ET INFÉRIEURES DU PREMIER ENTRE-NŒUD.

[Une étude comparée des coupes supérieures (α) et des tranches inférieures (γ) des quatre premiers mérithalles confirme le même mode de maturation discontinue, malgré leur âge différent (γ moins vieilli que α). Pourtant, cet examen décèle deux particularités d'une haute importance.

La première est que, *dans toutes les coupes supérieures (Pl. IV, XIII et XIV), les faisceaux libéro-ligneux restent dans un seul cercle, c'est-à-dire, le premier entre-nœud conserve sa structure caractéristique dans sa partie supérieure pendant la maturation.* C'est la même chose dans la partie inférieure des jeunes mérithalles D_1 et E_1 . Cependant, à la base des entre-nœuds avancés et mûrs F_1 et G_1 , on constate le même déplacement des faisceaux libéro-ligneux en deux cercles, ainsi qu'au milieu de ces mérithalles (le déplacement des gros

faisceaux basaux n'est pas aussi prononcé, à cause de la forte liaison avec l'anneau scléreux, particularité générale pour γ).

Les îlots chlorophylliens de la base du jeune mérithalle E_1 sont arrondis. Au contraire, ceux de F_1 et G_1 sont très allongés dans le sens tangentiel et réussissent à se réunir. *Ainsi se forment des bandes chlorophylliennes, premiers pas vers la constitution de la couronne chlorophyllienne.* Les bandes chlorophylliennes caractérisent la base du troisième ou mieux celle du quatrième mérithalle de la jeune talle E , tandis que la couronne chlorophyllienne caractérise la base du chaume lui-même (Voir p. 23, 28, 31; $E_3\gamma$; Pl. VI, $E_4\gamma$, $E_5\beta$). Les mêmes bandes chlorophylliennes existent aussi à la base des deuxième entre-nœuds des talles avancées (Voir Pl. XII, $G_2\gamma'$). Donc, la réunion des îlots chlorophylliens basaux du premier mérithalle est encore une preuve de son penchant à *s'égaliser avec ses congénères inférieurs* (deuxième particularité).

Le développement des faisceaux corticaux et la disposition des faisceaux libéro-ligneux se comportent comme ceux du milieu du même entre-nœud avancé, qui représentent deux témoins, déjà connus, vers l'égalisation avec les autres mérithalles.

En somme, le premier entre-nœud mûrit graduellement avant l'épiaison, très brusquement pendant l'épiaison et la floraison, et moins brusquement après la fécondation. Pendant cette maturation discontinue, il conserve sa constitution typique, seulement dans sa région supérieure. Au contraire, dans son milieu et à sa base, il tend à ressembler aux mérithalles inférieurs par le développement de ses petits faisceaux (corticaux), par la disposition de ses faisceaux libéro-ligneux en deux cercles et par la réunion de ses îlots chlorophylliens.

Le premier entre-nœud *résume l'anatomie et la maturation du chaume entier. L'égalisation est plus énergique pendant l'épiaison et la floraison.*

CHAPITRE VIII

Égalisation des autres entre-nœuds.

On a dit, pour le deuxième jeune entre-nœud (E_2 , p. 22), que la disposition alternée de ses faisceaux libéro-ligneux en deux cercles était caractéristique. Pourtant, avec l'âge, l'ordre en question ne reste plus rigoureux : les faisceaux montrent la tendance à se déplacer en trois cercles (F_2 , G_2). Cette dislocation rapproche le deuxième mérithalle avancé du troisième. En outre, la réunion de ses îlots chlorophylliens entre les faisceaux corticaux en bandes chlorophylliennes à la base le fait ressembler aux quatrième et cinquième entre-nœuds et, plus loin (Voir Pl. XII, $G_2\gamma'$), rappelle l'apparition de la couronne chlorophyllienne qui caractérise la base du chaume. Ces phénomènes dans le deuxième mérithalle montrent aussi, durant son vieillissement, la propension à s'égaliser avec les entre-nœuds inférieurs.

Le troisième entre-nœud, avec l'âge, progresse lui aussi vers l'égalisation avec les mérithalles inférieurs, non seulement par le déplacement de ses faisceaux libéro-ligneux en trois cercles, mais surtout par la réunion de ses îlots chlorophylliens en bandes (1). Pourtant l'égalisation réalisée du troisième mérithalle est moins grande que celle des entre-nœuds supérieurs. Vraisemblablement, son allongement limité et sa solidification précoces en sont les facteurs inhibiteurs (2).

L'apparition des bandes chlorophylliennes a été maintes

(1) Cette réunion fut constatée, dès l'état de prime jeunesse, mais alors avec caractère exceptionnel.

(2) Pendant la période étudiée, le troisième entre-nœud double sa longueur, tandis que le deuxième l'augmente 33 fois et le premier 85 (Voir tableau n° 6).

fois mentionnée à la base du quatrième entre-nœud, dès son état juvénile (en E), non seulement entre les faisceaux corticaux, mais aussi derrière eux (Voir Pl. VI, E₄γ). Avec l'âge, ce mérithalle se prononce très peu pour la formation de la couronne chlorophyllienne. Les causes sont probablement les mêmes que pour l'entre-nœud précédent, d'autant plus que les facteurs gênants sont plus accusés.

Quant au cinquième mérithalle, il forme la zone de transition vers la structure basale, dès son état juvénile (D₅, E₅). Pourtant, pendant le vieillissement, c'est lui qui réalise le moins l'égalisation en question. Les causes qui entravent cette marche restent les mêmes que dans les cas précédents.

Par conséquent, tous les entre-nœuds du chaume, malgré leur individualité fortement prononcée dans leur juvénilité, *arrivent à une certaine identité relative durant la maturation*. L'égalité décroît du haut en bas par suite de la diminution de l'allongement des entre-nœuds et de leur solidification progressive. Cette égalisation est complicative et se prépare par le développement des faisceaux corticaux, mais surtout par la dissémination des faisceaux libéro-ligneux, qui conditionne la stabilisation des mérithalles et du chaume entier ; en même temps, le chlorenchyme subit une extension (jusqu'à une certaine époque) qui augmente la capacité assimilatrice et, de la sorte, l'indépendance vitale de la talle.

En conclusion, le chaume, pendant sa maturation discontinue, tend à s'égaliser dans ses entre-nœuds, bien distincts dans leur jeunesse. Par cette égalisation, qui est décroissante de haut en bas, le chaume se complique, se solidifie et sa vitalité augmente. Pendant l'épiaison et la floraison, cette égalisation atteint son point culminant.

Le premier mérithalle, par son anatomie et sa maturation, résume le chaume entier.

CONCLUSION DES DEUXIÈME ET TROISIÈME PARTIES

Après l'étude faite dans la première partie de l'anatomie et de la maturation du jeune chaume E, la constitution et le vieillissement des autres talles de la même plante seront suivis ici caractère par caractère.

a. CUTICULE. — Elle s'épaissit dans l'entre-nœud de bas en haut, tandis que, dans le chaume, ceci se produit en sens inverse. Après la fécondation, elle durcit et se détériore dans les parties supérieures du chaume. Ainsi, dans sa maturation, elle dépasse celle des mérithalles basaux (Cf. $G_1\beta$ et $G_6\beta$, Pl. XIII et XI).

b. L'ÉPIDERME. — Dans l'entre-nœud, les cellules épidermiques, subissant une tension tangentielle, qui croît de bas en haut, égalisent dans le même sens l'ondulation superficielle, pendant que leurs parois se solidifient. Le nombre des stomates et des poils augmente; la sinuosité des ondulations longitudinales s'accroît.

Dans le chaume, l'unification, le contour arrondi, la solidification de l'épiderme progressent, au contraire, de haut en bas. Pourtant le nombre des stomates, des poils et le degré de la sinuosité des parois diminuent et atteignent leur minimum au milieu, par suite de la grande longueur des éléments cellulaires. Après la fécondation, l'épiderme de la partie supérieure dépasse en vieillissement celui de l'inférieure (Cf. $G_1\beta$ avec $G_6\beta$).

c. LE PARENCHYME. — *Le parenchyme cortical.* — Son épaisseur dépend de la hauteur dans le mérithalle et de

la situation de ce dernier. Dans les trois zones du chaume, il est tellement différent qu'on ne peut pas donner une règle générale. Par contre, le nombre des couches de sclérenchyme dans les talles suit une règle rigoureuse : il augmente progressivement de haut en bas, indépendamment de l'âge. Ainsi, *il reste caractéristique pour les mérithalles* ($\beta_1 = 5$ à 6, $\beta_2 = 5$, $\beta_3 = 6$, $\beta_4 = 7$, $\beta_5 = 8$ et $\beta_6 = 9$). Cette extension du sclérenchyme contribue à la solidité de la talle.

Le chlorenchyme dans le jeune chaume, comme on l'a déjà démontré, atteint son maximum à l'extrémité supérieure et son minimum au milieu. Pourtant, il diminue avec l'âge, de haut en bas, pour ce qui concerne ses éléments actifs (cellulosiques) et forme une couronne chlorophyllienne, aussi bien dans le chaume, que dans l'entre-nœud. Cette réduction du chlorenchyme est en connexité avec la possibilité d'une assimilation.

Le *parenchyme médullaire*, dans l'entre-nœud, montre un étalement et une solidification centripète de ses éléments ; par contre, leur solubilisation est centrifuge. Son épaisseur dépend de la région du mérithalle et de la zone du chaume.

Dans la talle, avec l'âge, le nombre de ses couches augmente de haut en bas ($\beta_1 = 7$, $\beta_2 = 8$, $\beta_3 = 10$, $\beta_4 = 11$ à 12, $\beta_5 = 15$ et $\beta_6 = 16$ pour F (*nombre moyen* des couches!)).

Le parenchyme médullaire se solidifiant augmente la rigidité du chaume.

d. FAISCEAUX LIBÉRO-LIGNEUX. — Une différenciation rigoureuse entre faisceaux corticaux et faisceaux médullaires n'est pas justifiable. Les cas de transitions réciproques, quoique très rares, en sont une preuve (p. 25).

Les *faisceaux corticaux*, en général, conservent leur nombre dans les différentes hauteurs du mérithalle. Cependant, ils manifestent une tendance à se bifurquer dans la région supérieure des premiers entre-nœuds.

Dans le chaume, les faisceaux corticaux augmentent avec discontinuité de haut en bas. L'âge n'influence pas leur nombre.

La divergence des faisceaux corticaux augmente au cours

de la maturation, mais en s'atténuant et s'égalisant entre les entre-nœuds.

L'apparition des vaisseaux radiaux dans les faisceaux corticaux du premier entre-nœud durant sa maturation, ainsi que dans le jeune chaume du haut en bas et la réduction progressive et basipète des piliers jusqu'à leur disparition complète dans la talle mûrissante, traduisent d'une autre façon la tendance des faisceaux corticaux à s'égaliser avec leurs congénères internes. En même temps, ils contribuent au renforcement aussi bien de l'entre-nœud que de la talle (importance contre la verse).

Les *faisceaux médullaires*, généralement arrondis dans l'extrémité supérieure du mérithalle, conservent plus rigoureusement leur nombre dans toute la longueur de l'entre-nœud, malgré leur tendance évidente à se diviser.

Leur nombre augmente dans le chaume d'une façon discontinue, du haut en bas.

Dans le même sens, ces faisceaux subissent une dissémination progressive (disposés dans un cercle en haut du premier entre-nœud, en trois lignes concentriques au milieu du chaume et dispersés à sa base). Ce phénomène coïncide avec la tendance à la dispersion (écartement en dedans de l'anneau scléreux) et à la convergence (rapprochement vers le centre). En conséquence, la talle est renforcée.

En résumé, les faisceaux libéro-ligneux, qui parcourent les entre-nœuds parallèlement à l'axe du chaume augmentent, avec l'âge, la rigidité et la résistance de la talle, qui croissent du sommet à la base.

e. La maturation des talles avancées paraît continue. Cependant, primordialement, elle s'est faite par degrés (avec l'âge, la discontinuité se dissimule).

f. Après la fécondation commence un épuisement des entre-nœuds, à cause d'une migration des matières nutritives vers l'épi. Cet épuisement touche d'une façon frappante les deux ou trois entre-nœuds supérieurs, qui durcissent plus tôt que les mérithalles basaux.

g. Avec l'âge, les entre-nœuds supérieurs tendent à s'égaliser avec les inférieurs, soit par le développement de leurs

faisceaux corticaux, soit par la dissémination de leurs faisceaux libéro-ligneux, soit par la formation des bandes de chlorenchyme (début de la zone chlorophyllienne). Cette égalisation décroissante de haut en bas se fait plus énergiquement pendant l'épiaison et la floraison. Elle contribue au renforcement des mérithalles et du chaume.

h. Le premier entre-nœud avancé en maturation résume par lesdits caractères l'anatomie et la maturation du chaume entier.

i. La constitution et la maturation des talles marchent en pleine harmonie avec la morphologie externe. L'analyse chimique faite par Isidore Pierre en donne la confirmation.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

A. — Conclusions théoriques.

I. — ANATOMIE ET MATURATION DE L'ENTRE-NŒUD.

a. Tous les entre-nœuds sont constitués des mêmes éléments et tissus : cuticule, épiderme et parenchyme (parenchyme externe, sclérenchyme, avec chlorenchyme et faisceaux corticaux ; parenchyme médullaire, avec faisceaux internes).

b. Grâce à la disposition basale de la *zone de croissance*, la partie inférieure du mérithalle qui, ontogéniquement, est la plus vieille, devient la plus jeune.

c. Ainsi, l'entre-nœud *mûrit de bas en haut et d'une façon discontinue* (très rapidement de la base vers le milieu et graduellement plus haut).

d. De la sorte se décèlent les *trois régions caractéristiques* dans le mérithalle : l'*inférieure* (γ , la plus jeune), la *médiane* (β , plus âgée) et la *supérieure* (α , la plus vieille). Elles diffèrent non seulement par leur degré de maturité, mais aussi anatomiquement et morphologiquement : dimensions de leurs éléments ; nombre des stomates, des poils, des cellules naines ; dimensions extérieures, etc.

e. La maturation en question consiste généralement en croissance des éléments cellulaires, solidification centripète de leurs parois (épaississement, sclérification, silicification), solubilisation centrifuge du parenchyme médullaire, altération du chlorenchyme, développement, dispersion, dissémination des faisceaux libéro-ligneux et disparition de leur cambium, épaississement des cribles et leur obstruction par des cals, etc.

II. — ANATOMIE ET MATURATION DU CHAUME.

a. La talle, qui, à l'état jeune, se laisse dépasser en croissance par l'épi, ne peut pas être une tige au vrai sens du mot (porteuse de feuilles et de fleurs), mais un axe d'inflorescence, un *chaume*.

b. Le jeune chaume se distingue par une grande *spécificité (individualité)* de ses entre-nœuds.

c. Les trois mérithalles typiques (le premier, le troisième et le basal) représentent les *trois zones caractéristiques* du chaume : *supérieure, médiane et inférieure (basale)*. Les entre-nœuds intermédiaires donnent les *zones de transition* : *supérieure et inférieure*.

d. Avec l'épiaison, les mérithalles *manifestent une tendance à une égalisation* par le développement de leurs faisceaux corticaux, par la dissémination de leurs faisceaux libéro-ligneux et par la réunion de leurs îlots chlorophylliens. Par cette égalisation complicationnelle et décroissante de haut en bas, les entre-nœuds et le chaume se renforcent. Pendant l'épiaison et la floraison, l'égalisation atteint son point culminant.

e. Après la fécondation, les entre-nœuds sous l'épi *subissent un épuisement marqué*, en faveur des graines, qui se forment. Par cet épuisement, dont l'altération du chlorenchyme est un très bon indicateur, la partie supérieure arrive à sa maturité finale, *avant la partie inférieure*, qui est plus âgée.

f. Le chaume, se compliquant anatomiquement de haut en bas, *mûrit dans le même sens*. C'est le contraire pour l'entre-nœud. Pourtant, les procédés de la maturation restent les mêmes (énumérés dans le paragraphe précédent, point e).

g. Cette maturation *est discontinue, simultanée, mais non parallèle*. L'âge la fait paraître atténuée. Elle se fait plus énergiquement pendant l'épiage et la floraison.

En résumé, le chaume, durant sa maturation discontinue, se complique, se solidifie et s'égalise du sommet à la base, avec une activité maxima, pendant l'épiage et la floraison. En un mot, il se fortifie pour pouvoir élever et supporter l'épi.

Après la fécondation, il subit un vieillissement prématuré dans sa partie supérieure, en faveur des fruits.

h. Le premier entre-nœud, par sa constitution et sa maturation, *résume celles de la talle entière.*

i. La maturation anatomique du chaume trouve son expression dans sa morphologie externe et sa confirmation dans l'analyse chimique.

j. Le passage des faisceaux corticaux dans le parenchyme médullaire et des faisceaux médullaires dans l'anneau scléreux, la division des faisceaux libéro-ligneux, la transformation des fibres en vaisseaux ne sont pas en rapport direct avec la maturation des chaumes en question. Pourtant, ils ont été étudiés, à cause de leur intérêt botanique général.

B. — Recommandations et conclusions pratiques.

La méthode de couper les entre-nœuds en trois hauteurs différentes (α au sommet, β au milieu et γ à la base) a eu comme conséquences : 1^o la redécouverte et l'étude de la zone de croissance, dont l'existence n'a été que signalée par de rares morphologistes ; 2^o le choix de la tranche médiane β , comme région de comparaison entre les mérithalles, justifié par son anatomie constante et caractéristique, par sa position morphologique bien proportionnée et définie (le milieu de l'entre-nœud) et par la facilité comparative de manipulation technique (Voir p. 26) ; 3^o la découverte de l'égalisation anatomique des mérithalles dans le chaume.

Quoique le trempage durant deux ou trois jours des talles mûres dans l'eau de source ait donné tous les avantages du lactophénol sans ses inconvénients (par exemple influence sur la coloration), il est pourtant préférable de prélever un chaume quelques jours après la fécondation, ce qui permet d'obtenir facilement des coupes entières. Cette seule talle, par son développement constitutif, qui est terminé (sans durcissement définitif ni destruction trop avancée du chlorenchyme), peut représenter toute la plante. On peut étudier l'anatomie du chaume en question, seulement par les coupes

médianes (ordinairement transversales) de ses entre-nœuds. (Cependant, si on veut se rendre compte de la lacune centrale du mérithalle supérieur, qui constitue un caractère important pour certaines variétés de Blé, il faut ajouter encore la coupe γ_1 .) On peut facilement se passer des tranches médianes β_2 , β_4 et β_5 , c'est-à-dire des zones intermédiaires. De la sorte, la plante sera suffisamment définie par quatre coupes : ses trois zones caractéristiques (β_1 , β_3 et β basal) ainsi que γ_1 . Si certaines restrictions s'imposent, on peut délaissier β_1 . Enfin, à la rigueur, si on doit se contenter d'une seule tranche, on s'arrêtera sur la région d'équilibre, β_3 .

Toutes ces conclusions sont valables, seulement pour la plante étudiée; mais il est bien possible qu'elles soient aussi valables pour plusieurs Blés. En ce cas, l'exécution d'une seule coupe par plante, étant à la portée non seulement des systématiciens, mais aussi des sélectionneurs, leur permettra de trouver anatomiquement des possibilités d'amélioration dans le chaume des différentes variétés, lignées, hybrides, et de diriger ces derniers vers un but désiré. Voilà, par exemple, comment ces études théoriques peuvent devenir utiles à l'agriculture pratique (1).

C. — Comparaisons.

Pour rendre plus saisissantes les conclusions théoriques d'une part et pour les lier à la Vie générale d'autre part, qu'il me soit permis de faire les comparaisons suivantes :

1. *Concernant l'anatomie du chaume.* — Dans le chaume de Blé en question, il n'y a pas deux tranches qui soient identiques. Pourtant, chaque coupe a ses analogues, plus bas et plus haut. De la sorte, la talle, dans sa constitution, peut être comparée avec le clavier d'un piano. Si les nœuds sont identifiés avec les octaves, alors les tranches basales correspondront aux secondes, les coupes médianes aux

(1) Wissen allein ist nicht zweck der Menschen auf der Erde... Das Wissen muss sich im Leben betätigen (HELMHOLTZ).

[Le savoir seul n'est pas le but de l'homme sur la terre... Le savoir doit être utile à la vie (HELMHOLTZ).]

quartes et les supérieures aux septièmes. Pour l'entre-nœud, la tranche médiane est aussi caractéristique que la quarte pour une gamme. Les gammes du chaume pourtant sont moins nombreuses (ordinairement six), mais incomparablement plus riches en tons. Comme toutes les œuvres de la nature, prodigalement nuancées, aussi ces gammes sont chromatiques, non tempérées et différentes, d'après leur longueur.

Les tranches des jeunes entre-nœuds supérieurs, étant d'une constitution simple, mais pleine de finesse et de beauté, correspondent aux tons hauts, pauvres en harmoniques, pourtant brillante de juvénilité et de lyrisme. Au contraire, les tranches basales, bien compliquées et solides, correspondent aux tons bas, riches en harmoniques, débordants d'expression et de puissance.

2. *Concernant la maturation de la talle.* — Les entre-nœuds supérieurs, qui baignent dans l'air, qui jouissent du soleil et de l'éclat des diamants célestes, se parent de fleurs odorantes et mènent une vie active, égoïste, frivole. Par contre, les mérithalles inférieurs, tout près de la terre noire et humide, restent dans l'obscurité. Comprenant leur tâche, réunis et unifiés, ils supportent sans murmure le poids des jouisseurs. Ils leur transmettent patiemment et prodigalement la plus grande partie de ce qu'ils reçoivent des racines. Ainsi, ils passent leur vie tranquillement et conservent une sérénité dans leur vieillesse profonde. C'est là la récompense tangible de leur sagesse. Mais, avec le temps, les jeunes s'assagissent aussi. Et, devant l'exemple touchant de leurs congénères dévoués, enfin conscients de leur devoir, ils s'entendent, s'égalisent et se précipitent, avec d'autant plus d'énergie et d'abnégation à l'offrande suprême. Aussi ils aboutissent bientôt à un épuisement complet. Pourtant, c'est ainsi, tout en expiant leurs erreurs, que les « vieux jeunes » assurent l'avenir de la collectivité par les graines.

TABLEAU 1.

CONSTITUTION DU PARENCHYME DES CHAUMES

ENTRE-NEUD.	COUPE.	CHAUMES											
		D				E				F			
		PAR. CORTIC.		PAR. MÉDULLAIRE.		PAR. CORTIC.		PAR. MÉDULLAIRE.		PAR. CORTIC.		PAR. MÉDULLAIRE.	
		An. sclér.	Chlor.	Cou-ches.	Sclér.	Non sclér.	An. sclér.	Chlor.	Cou-ches.	An. sclér.	Chlor.	Cou-ches.	Non sclér.
1	α	—	—	—	—	—	5-8	6-7	15	5-6 8-9	4-7	15	8
	β	5-8 ¹	4	15	0	15	5-6 ² 8-9	5-7	15	5-6	3-4	7	0
	γ	—	—	—	—	—	5-6 8-9	5-6	12	3-5 4-5	3-4	10	0
2	α	—	—	—	—	—	5	4	7	—	—	—	—
	β	5	3	12	0	12	5	4	8	5	2-3	8	6
3	α	5-6	2-3	10	6	4	5	2	9	6	2-3	9	6
	β	6	2	11	1	10	5-6 7-9	1-2	10	6	2	10	7
	γ	12	3	30	0	30	7-9	2-3	19	10	2-3	17	8
4	α	7	2-3	11	7	4	6-7	2	10	7	2	10-11	8
	β	7	2-3	13	7	6	6-7	2	11	7	2	11-12	8
	γ	—	—	—	—	—	9	2 ³	17	8	11	2-3 ⁴	18
5	α	—	—	—	—	—	8	3	10	8	7	14	10
	β	8	2-3 ³	14	10	4	8	3-4	15	10	8	15	10
	γ	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2-3 ³	20	10
6	α	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	β	9	3-4	15	11	4	—	—	—	9	3-4	15	15
	γ	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	15	15

(1) Le sclérenchyme du 1^{er} méristème est réduit en piliers : les petits piliers sont composés de 5 couches, les grands de 8.

(2) Les petits piliers consistent en 5 à 6 couches, les grands en 8 à 9.

(3) Début de la couronne chlorophyllienne.

(4) Bandes reliées.

TABLEAU 2.

NOMBRE DES FAISCEAUX DANS LES TALLIES

CHAUMES

ENTRE-NEUD.	COUPE.	D				E				F				G			
		Faisc. MÉDULL.			Faisc. corticaux.	Faisc. MÉDULL.			Faisc. corticaux.	Faisc. MÉDULL.			Faisc. corticaux.	Faisc. MÉDULL.			Faisc. corticaux.
		Nombre total.	Non-bre.	Accol-les.		Nombre total.	Non-bre.	Accol-les.		Nombre total.	Non-bre.	Accol-les.		Nombre total.	Non-bre.	Accol-les.	
1	α	—	—	—	40	40	20	0	20	46	24	0	22	44	21	0	21
	β	45	22	0	40	20	20	0	20	44	22	0	7	42	21	0	6
	γ	—	—	—	40	20	20	0	20	44	22	0	22	42	21	0	15
2	α	61	25	36	58	23	35	0	5	—	—	—	—	63	26	37	3
	β	—	—	—	58	22	36 ⁸	0	6	67	23	44	5	62	26	36	1
	γ	—	—	—	58	22	36	1	9	66	22	44	6	62	26	36	4
3	α	69	24 ³	45	53	19 ⁴	34	0	0	66	20	46	1	62	23	39	2
	β	67	22	45	52	18	34	0	0	66	20	46	1	62	23	39	2
	γ	67	22	45	53	19	34	1	2	66	20	46	5	62	23	39	3
4	α	64	20	44	63	20	43	3	0	67	22	45	0	62	21	41	0
	β	64	20	44	63	30	43	3	1	67	22	45	0	62	21	41	0
	γ	—	—	—	63	20	43	5	2	67	22	45	1	62	22	40	4
5	α	61	22	39	71	29	42	3	2	66	21	45	1	63	21	42	0
	β	61	22	39	70	28	42	3	0	66	21	45	2	63	21	42	1
	γ	61	22	39	—	—	—	—	—	63	21	45	—	63	21	42	3
6	α	85	43	42	—	—	—	—	—	—	—	—	—	77	35	42	0
	β	—	—	—	—	—	—	—	—	72	29	43	3	77	35	42	1
	γ	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	77	35	42	3
		383 ⁵	154	229	7	4	283	106	177	6	7	382	137	245	11	11	368
																	147
																	221
																	5
																	17

(4) Division d'un faisceau cortical en deux faisceaux.

(1) Les faisceaux médullaires avec piliers (type normal pour le 1^{er} entre-neud) sont comptés comme reliés.

(2) Transition d'un faisceau médullaire en faisceau cortical.

(3) Division d'un faisceau cortical en trois faisceaux.

(4) Division d'un faisceau cortical en deux faisceaux.

(5) Somme des chiffres en β

TABLEAU 3.
LE NOMBRE MOYEN DES FAISCEAUX AU MILIEU DES MÉRITHALLES DES CHAUMES A SIX ENTRE-NEUDS

ENTRE-NEUD.	COUPE.	F. CORTICAUX ET F. MÉDULLAIRES.		FAISCEAUX CORTICAUX.		FAISCEAUX MÉDULLAIRES.	
		Nombre total.	Oscillation.	Nombre.	Oscillation.	Nombre.	Oscillation.
1	β	44	42-45 (3)	22	21-22 (1)	22	21-23 (2)
2	β	63	61-67 (6)	25	23-26 (3)	39	36-44 (8)
3	β	65	62-67 (5)	22	20-22 (2)	43	39-46 (7)
4	β	64	62-67 (5)	21	20-22 (2)	43	44-45 (4)
5	β	63	61-66 (5)	21	21-22 (1)	42	39-45 (6)
6	β	78	72-85 (13)	36	29-43 (14)	42	42-43 (1)

TABLEAU 4.

DIVERGENCE ET CONVERGENCE DES FAISCEAUX LIBÉRO-LIGNEUX

ENTRE-ŒUD.	COUPE.	ESPACEMENT DES FAISCEAUX LIBÉRO-LIGNEUX DE LA PÉRIPHÉRIE PAR RAPPORT AU RAYON DES COUPES TRANSVERSALES.									
		D		E		F		G			
		Faisceaux médullaires.	Faisceaux corticaux.	Faisceaux médullaires.	Faisceaux corticaux.	Faisceaux médullaires.	Faisceaux corticaux.	Faisceaux médullaires.	Faisceaux corticaux.	Faisceaux médullaires.	Faisceaux corticaux.
1	α	—	—	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{12}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{18}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{18}$	$\frac{1}{5} - \frac{1}{4}$	$\frac{1}{18}$
	β	$\frac{1}{4} - \frac{1}{3}$	$\frac{1}{18}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{14}$	$\frac{1}{5}$	$\frac{1}{19}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{22}$	$\frac{1}{5} - \frac{1}{4}$	$\frac{1}{22}$
	γ	—	—	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{17}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{65}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{124}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{124}$
2	α	—	—	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{29}$	—	—	—	—	$\frac{1}{5} - \frac{1}{4}$	$\frac{1}{65}$
	β	$\frac{1}{4}$	\times	$\frac{1}{5}$	$\frac{1}{47}$	$\frac{1}{5}$	\times	$\frac{1}{5}$	$\frac{1}{112}$	$\frac{1}{5}$	$\frac{1}{112}$
	γ	—	—	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{55}$	$\frac{1}{4}$	\times	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{82}$	$\frac{1}{4} - \frac{1}{3}$	$\frac{1}{82}$
3	α	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{92}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{84}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{65}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{102}$	$\frac{1}{5} - \frac{1}{4}$	$\frac{1}{102}$
	β	$\frac{1}{5} - \frac{1}{4}$	$\frac{1}{171}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{108}$	$\frac{1}{4} - \frac{1}{5}$	$\frac{1}{107}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{152}$	$\frac{1}{5}$	$\frac{1}{152}$
	γ	$\frac{1}{31}$	$\frac{1}{73}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{74}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{95}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{115}$	$\frac{1}{4} - \frac{1}{5}$	$\frac{1}{115}$
4	α	$\frac{1}{4} - \frac{1}{3}$	\times	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{72}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{108}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{92}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{92}$
	β	$\frac{1}{4}$	\times	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{82}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{95}$	$\frac{1}{3} - \frac{1}{4}$	$\frac{1}{91}$	$\frac{1}{3} - \frac{1}{4}$	$\frac{1}{91}$
	γ	—	—	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{56}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{65}$	$\frac{1}{4} - \frac{1}{5}$	$\frac{1}{44}$	$\frac{1}{4} - \frac{1}{5}$	$\frac{1}{44}$
5	α	—	—	$\frac{1}{2} - \frac{1}{3}$	\times	$\frac{1}{3}$	\times	$\frac{1}{3}$	\times	$\frac{1}{3}$	\times
	β	$\frac{1}{3}$	\times	$\frac{1}{2} - \frac{1}{3}$	$\frac{1}{86}$	$\frac{1}{2} - \frac{1}{3}$	\times	$\frac{1}{3}$	\times	$\frac{1}{3}$	\times
	γ	$\frac{1}{3}$	\times	—	—	—	—	$\frac{1}{3} - \frac{1}{2}$	\times	$\frac{1}{3} - \frac{1}{2}$	\times
6	α	—	—	—	—	$\frac{1}{3}$	—	—	—	$\frac{1}{2} - \frac{1}{3}$	$\frac{1}{32}$
	β	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{21}$	—	—	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{29}$	$\frac{1}{2} - \frac{1}{3}$	$\frac{1}{25}$	$\frac{1}{2} - \frac{1}{3}$	$\frac{1}{25}$
	γ	—	—	—	—	—	—	$\frac{1}{2} - \frac{1}{3}$	$\frac{1}{20}$	$\frac{1}{2} - \frac{1}{3}$	$\frac{1}{20}$

(1) Coupe très basse.

TABLEAU 6.

MENSURATIONS MORPHOLOGIQUES DES TALLER

[illegible]

(4) La longueur est en millimètres, le reste en divisions micrométriques ($= 24 \mu$).

(2) Coupe tout près du nœud.

(3) Longueur totale de la talle.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. ABBÉ PONCELET. — *L'Histoire naturelle du Froment*, 1779.
2. ALBRECHT KUNO. — Untersuchungen über Korrelationen im Aufbau des Weizenhalmes welche für die Lagerfestigkeit des Getreides von Bedeutung sind (*Landwirt. Jahrbücher*, p. 672, 1908).
3. BLARINGHEM (L.). — Valeur spécifique des divers groupements de Blés (Premier mémoire du *Laboratoire de biologie agricole de l'Institut Pasteur*, Paris, 1914).
4. BLARINGHEM (L.) et MIÈGE (E.). — Étude anatomique des pailles de Blés (Deuxième mémoire de l'*Institut Pasteur*, Paris, 1914). †
5. BONNIER (G.) et SABLON (L.). — *Cours de botanique*, Paris, 1901.
6. BUCHOLZ (MARIA). — Ueber die Wasserleitungsbahnen in den intercalaren Wachstumszonen monocotyler Sprosse (*Flora*, t. CXIV, p. 119 à 186, 1920).
7. BUGNON (P.). — Cause du parcours transversal des faisceaux libéro-ligneux aux nœuds des Graminées (*C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CLXXI, p. 673 à 675, 1920).
8. Contribution à la connaissance de l'appareil conducteur chez les Graminées (*Mém. Soc. Lin. Normandie*, 1924, 26, p. 21 à 40).
9. CHAUVEAUD (G.). — L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 9^e série, t. XIII, Paris, 1911).
10. CHRYSLER (M. A.). — The node of grasses (*Botanical Gazette*, January, 1906).
11. DENAÏFFE et SIRODOT. — Les Blés cultivés (2^e édition).
12. DUVAL (JOUVE-M.-I.). — Étude anatomique de quelques Graminées et en particulier des *Agropyrum* de l'Hérault (*Mém. Ac. Sc. Montpellier*, 1869).
13. ECKERSON, SOPHIA (M.). — Microchemical Studies in the progressive Development of the wheat plant (*Wash. Agr. Sta. Bull.*, CXXXIX, 1, 1917).
14. FRUWIRTH. — *Die Züchtung der vier Hauptgetreidearten und der Zuckerrübe*, Bd. IV, p. 34, 1923.
15. GARBER (R. I.) and OBSON. — A Study of the relation of same morphological character to lodging in cereals (*Journal Amer. Soc. Agr.*, p. 173-186, 1919).
16. GRAVIS (A.). — Recherches anatomiques et physiologiques sur la *Tridactylis virginica* (L.), Bruxelles, 1898.
17. GUILLAUD (A.). — Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des tissus de la tige dans les Monocotylédones (*Ann. Sc. Nat.*, 6^e série, t. V, 1878).

18. HAGA (ANNA). — Ueber den Bau der Leitungsbahnen im Knoten der Monocotyledonen (*Rec. trav. bot. Néer.*, t. XIX, p. 207 à 218, 1922).
19. KHARBUSH (SAÏD). — Recherches cytologiques sur la résistance des Céréales (Blés) à la Rouille jaune (*Puccinia glumarum*) (*Thèse de Paris*, 1926).
20. KRAUS. — Die mechanische Bewertung der Getreidehalme (*Zeit. f. Pfl. Züchtung*, Bd. IV, Heft 3, 1916).
21. LATHOUWERS (V.). — Manuel de l'amélioration des plantes de la grande culture, p. 117, Gembloux, 1924.
22. LAURENT. — Une nouvelle méthode d'hybridation (*Journ. d'Agriculture pratique*, 1906, t. II, p. 688, et *Journal de Rouen*, chroniques agricoles, 11 septembre 1906).
23. LLOYD (F.-E.). — The structure of cereal straws (*Pulp and Paper Magaz.*, 1921, 19, 953-4, 973-6, 1002-4, 1025-6, 1047-50, 1071-7).
24. MOLDENHAUER (K.). — Die Gefässbündelzahl und ihre Bedeutung für die Lagerung des Getreides (*Zeitschrift Landw. Versuchs. Oesterreich*, Bd. XVII, p. 886).
25. PERCIVAL (J.). — The wheat plant. A monograph, London, 1921 (avec bibliographie très étendue).
26. PIERRE (Is.). — Recherches expérimentales sur le développement du Blé et sur la répartition sur ses différentes parties des éléments qui le constituent à diverses époques de sa végétation, Paris, 1866.
27. PLOWMAN (A. B.). — The comparative Anatomy and Phylogenie of the Cyperace (*Annals of Botany*, vol. XX, n. LXXVII, 1906).
28. PRANKARD (F.-L.). — Statocytes of the wheat halm (*Bot. Gaz.*, LXX, 148-152, 1920).
29. ROELANTS (H. W. M.). — Ueber das mechanische System in den Stengeln der Gramineen (*Rec. trav. Bot. Néerlandais*, XVIII, 322 à 332, 1921).
30. SACHS (I.). — Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Leipzig, 1887.
31. SCHRIBAUX et NANOT. — Botanique agricole, Paris, 1922.
32. STRAMPIELLI (N.). — Esperienze di selezione et di ibridazione sul frumento e sul granturco (*Rendiconti R. Acc. Lincei*, 8^e s., p. 135, 16, 1907).
33. STRANAK. — Ueber die mechanische Bestimmung des Widerstandes der Getreidesorten gegen Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschädlinge (*Deutsche landw. Presse*, 1911, p. 209).
34. STRASBURGER. — Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, Jena, 1891.
35. VAN TIEGHEM (PH.). — Traité de botanique, Paris, 1891.
36. VAN TIEGHEM (PH.) et COSTANTIN (J.). — Éléments de botanique, Paris, 1918.
37. VILMORIN (HENRI). — Les meilleurs Blés, Paris, 1880.
38. VILMORIN (PHILIPPE). — Supplément des meilleurs Blés, Verrière-le-Buisson, 1908.
39. ZADE. — Züchtung auf Halmfestigkeit (*Fühlings Landwirtschaftliche Zeitung*, 1920, Heft 23-24).
40. Le Blé (*Compte Rendu de la Semaine du Blé*, Paris, 1923).

ERRATA

1. Page 1, 1^{er} renvoi, 5^e ligne, au lieu de : *et a pu en tirer*, lire : *et il a pu se tirer*.
 2. — 3, 4^e renvoi, au lieu de : *Bewerkung*, lire : *Bewertung*.
 3. — 5, 16^e ligne, ajouter : *Quant aux talles tardives A, B, C et C', voir le renvoi 1, p. 65.*
 4. — 21, 12^e ligne, au lieu de : *(brusquement*, lire : *(mais brusquement*.
 5. — 67, 12^e et 13^e lignes : sans parenthèse.
 6. — 75, 2^e renvoi, au lieu de : *cystolites*, lire : *cystolithes*.
 7. — 88, dernière ligne, au lieu de : *par les graines*, lire : *, les graines*.
 8. — 93, tableau n° 5, au lieu de : $E_1 \begin{Bmatrix} \alpha \\ \beta \\ \gamma \end{Bmatrix} \begin{matrix} \text{Cont.} \\ \text{Brusque} \end{matrix}$, lire : $E_1 \begin{Bmatrix} \alpha \\ \beta \\ \gamma \end{Bmatrix} \begin{matrix} \text{Brusque} \\ \text{Continu} \end{matrix}$
-

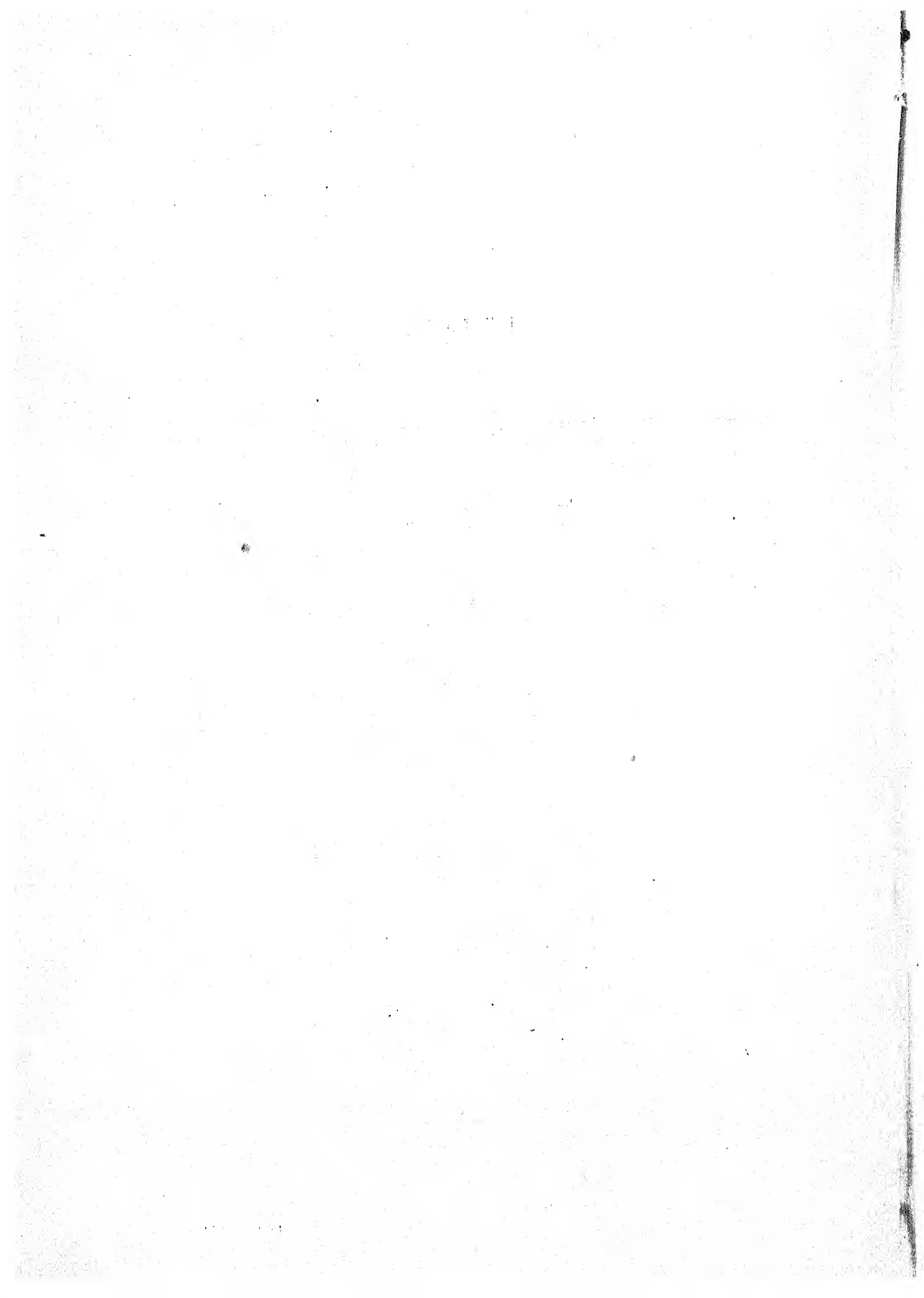


TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	
1. <i>Littérature</i>	1
2. <i>Plan du travail</i>	4
3. <i>Matériaux</i>	4
4. <i>Technique</i>	5
a. Méthode des coupes	5
b. Coloration	5
PREMIÈRE PARTIE	
L'ANATOMIE D'UN JEUNE CHAUME ET L'ÉTAT DE MATURATION DE SES ENTRE-NŒUDS	8
CHAPITRE PREMIER	
Généralités	8
A. ORIENTATION PRÉLIMINAIRE	8
B. L'ANATOMIE D'UN ENTRE-NŒUD	9
CHAPITRE II	
L'anatomie d'une jeune talle et l'état de maturation de ses entre-nœuds ..	15
1. L'ANATOMIE DU PREMIER ENTRE-NŒUD (SUPÉRIEUR)	15
2. L'ANATOMIE ET LA MATURATION DU DEUXIÈME ENTRE-NŒUD	19
3. L'ANATOMIE ET LA MATURATION DU TROISIÈME ENTRE-NŒUD	23
4. L'ANATOMIE ET LA MATURATION DU QUATRIÈME ENTRE-NŒUD	28
5. L'ANATOMIE ET LA MATURATION DE L'ENTRE-NŒUD BASAL (CIN- QUIÈME)	30
6. ÉTUDE DES ENTRE-NŒUDS PAR DES COUPES LONGITUDINALES	33
7. ZONES DU JEUNE CHAUME	35
8. CONCLUSIONS DE LA PREMIÈRE PARTIE	38
DEUXIÈME PARTIE	
L'ANATOMIE ET LA MATURATION DES AUTRES TALLES	41
CHAPITRE III	
Le parenchyme	41
A. PARENCHYME CORTICAL	41

<i>Le chlorenchyme</i>	42
B. PARENCHYME MÉDULLAIRE.....	44
CHAPITRE IV	
Nombre, dispersion et particularités des faisceaux libéro-ligneux	46
A. NOMBRE	46
a. <i>Nombre total</i>	46
b. <i>Nombre des faisceaux corticaux</i>	48
c. <i>Nombre des faisceaux médullaires</i>	48
d. <i>Relation entre le nombre des faisceaux corticaux et des faisceaux médullaires</i>	49
B. DISPERSION DES FAISCEAUX LIBÉRO-LIGNEUX.....	50
1. <i>Dispersion par rapport à l'anneau scléreux</i>	50
2. <i>Convergence et divergence des faisceaux libéro-ligneux</i>	51
a. <i>Faisceaux médullaires</i>	51
b. <i>Faisceaux corticaux</i>	52
3. <i>Dissémination des faisceaux libéro-ligneux</i>	54
C. QUELQUES PARTICULARITÉS DES FAISCEAUX LIBÉRO-LIGNEUX.....	55
1. <i>Division des faisceaux</i>	55
a. <i>Division des faisceaux corticaux</i>	55
b. <i>Division des faisceaux médullaires</i>	56
2. <i>Apparition des nouveaux faisceaux libéro-ligneux</i>	57
3. <i>Formation des faisceaux par l'attraction des fibres</i>	58
CHAPITRE V	
Autres manifestations de la maturation	59
A. MODE DE LA MATURATION D'APRÈS LE CHIMISME SOLUBILISANT ET SOLIDIFIANT	59
B. ALTÉRATION DU CHLORENCHYME.....	61
C. MATURATION DE L'ÉPIDERME.....	63
D. MATURATION DES CRIBLES.....	64
CHAPITRE VI	
Mensurations morphologiques du chaume	66
A. LA LONGUEUR.....	66
B. L'ÉPAISSEUR (LE DIAMÈTRE).....	67
C. L'ÉPAISSEUR DES PAROIS.....	69
D. LA LACUNE.....	71

TROISIÈME PARTIE

ÉGALISATION ANATOMIQUE DES ENTRE-ŒUDS.....	73
--	----

CHAPITRE VII

Anatomie et maturation de l'entre-œud supérieur.....	73
--	----

A. EXAMEN DES COUPES MÉDIANES.....	73
------------------------------------	----

B. EXAMEN DES COUPES SUPÉRIEURES ET INFÉRIEURES.....	76
--	----

CHAPITRE VIII

Égalisation des autres entre-œuds.....	78
--	----

CONCLUSIONS DES DEUXIÈME ET TROISIÈME PARTIES.....	80
--	----

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

A. Conclusions théoriques.....	84
--------------------------------	----

1. ANATOMIE ET MATURATION DE L'ENTRE-ŒUD.....	84
---	----

2. ANATOMIE ET MATURATION DU CHAUME.....	85
--	----

B. Recommandations et conclusions pratiques.....	86
--	----

C. Comparaisons.....	87
----------------------	----

TABLEAUX n ^{os} 1 à 6.....	89 à 94
-------------------------------------	---------

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....	95
----------------------------	----

TABLE DES MATIÈRES.....	97 à 99
-------------------------	---------

14 planches hors texte (1 dessin et 39 microphotographies).

REMARQUE : Les photos « visibles » sont déposées à Paris dans le Laboratoire de Botanique du Muséum d'Histoire naturelle, 61, rue Buffon, et chez moi à Béla-Statina, Bulgarie.

NOTE. — Le terme, protoxylène, doit être remplacé dans le texte par l'expression, vaisseaux radiaux (exemple page 12).

PLANCHES

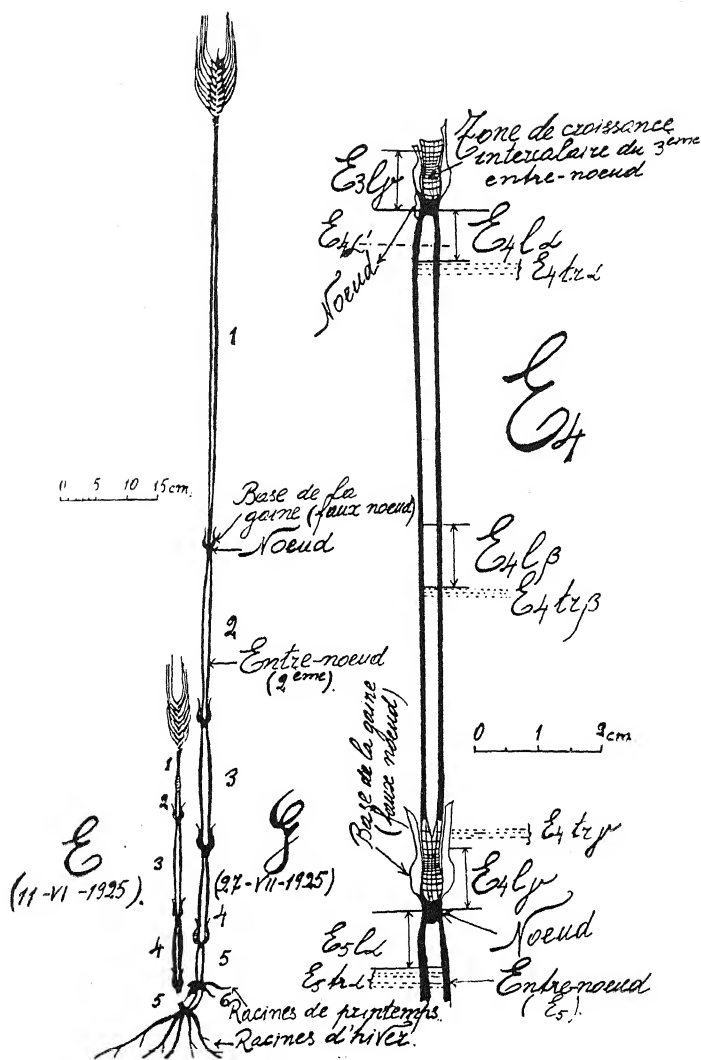
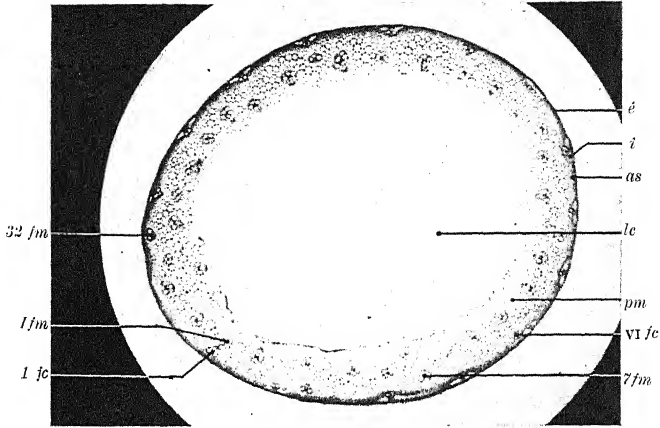


Fig. 1.

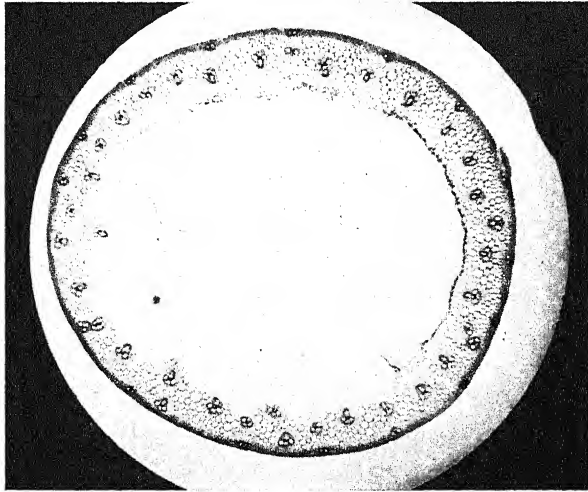
Fig. 2.

Fig. 1. — Schéma comparatif de la longueur de l'épi et des entre-nœuds de la jeune talle E (40 centimètres) avec le chaume mûr G (139 cm, 7).

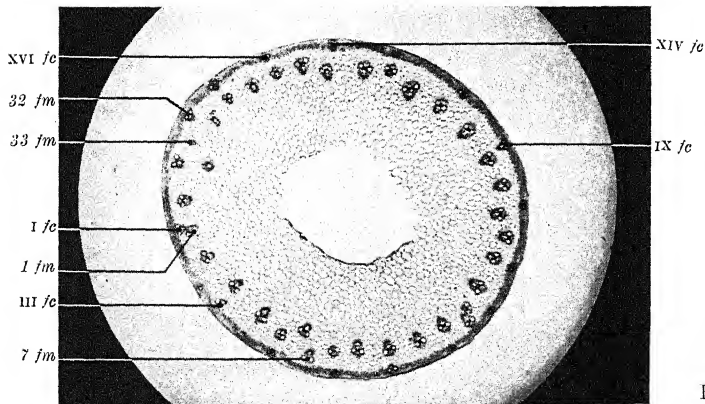
Fig. 2. — Schéma des coupes transversales et longitudinales et situation de la zone de croissance d'un entre-nœud (le quatrième du jeune chaume E).



Ph. 1.
E₃β × 12,25.



Ph. 2.
E₃β × 12,25.

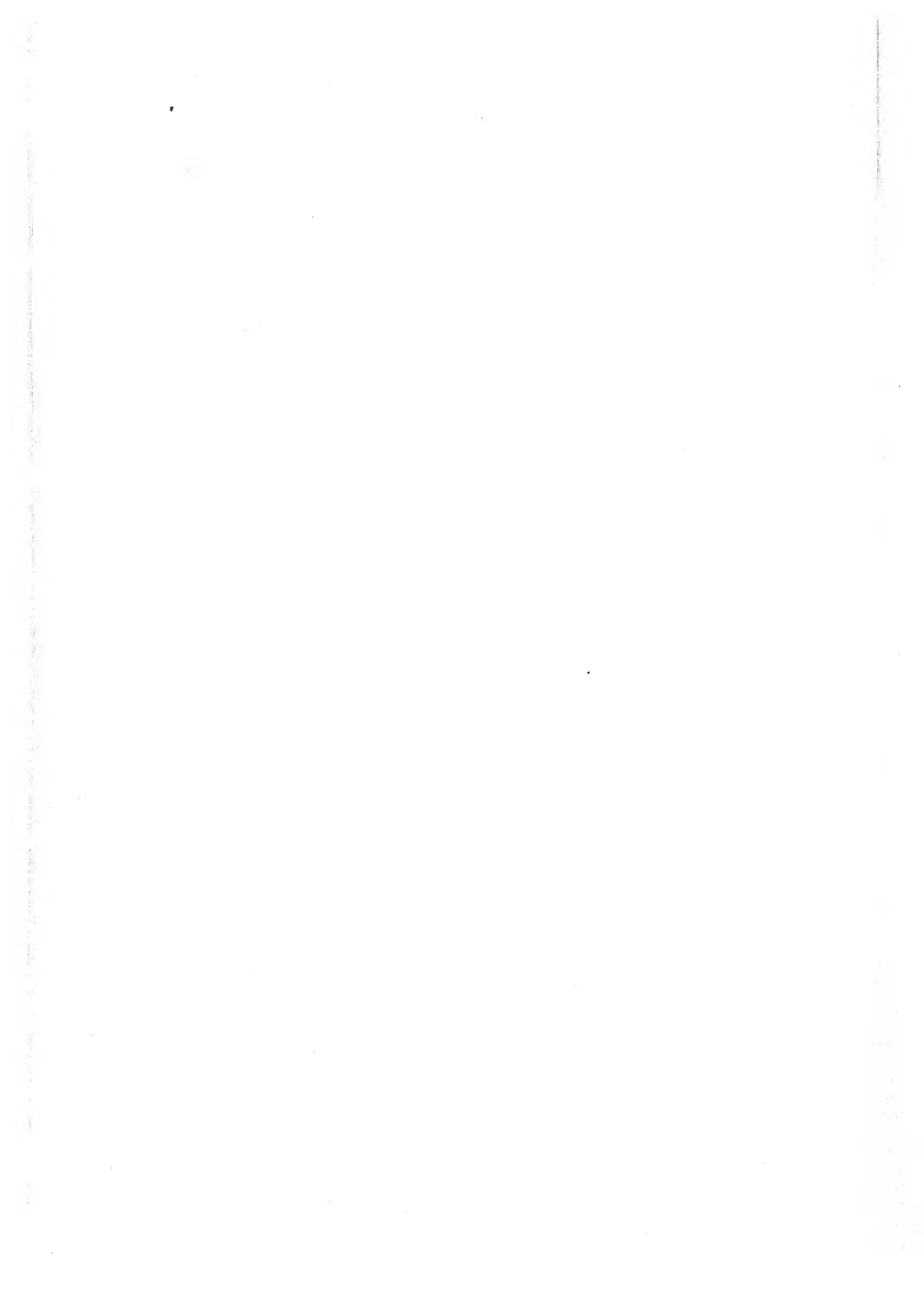


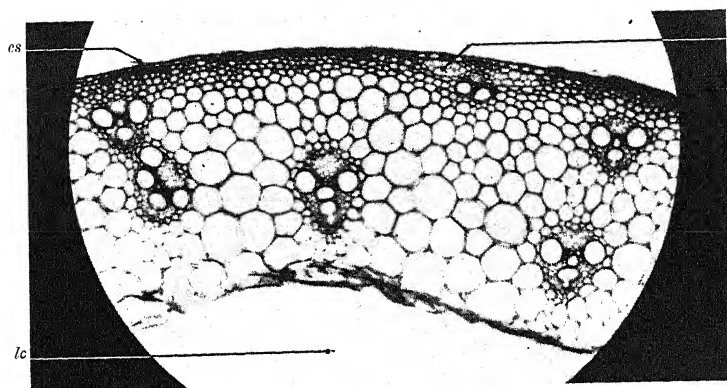
Ph. 3.
E₃γ × 12,25.

Coupes transversales du troisième entre-nœud de la jeune talle E. Gr. : 12,25 fois.

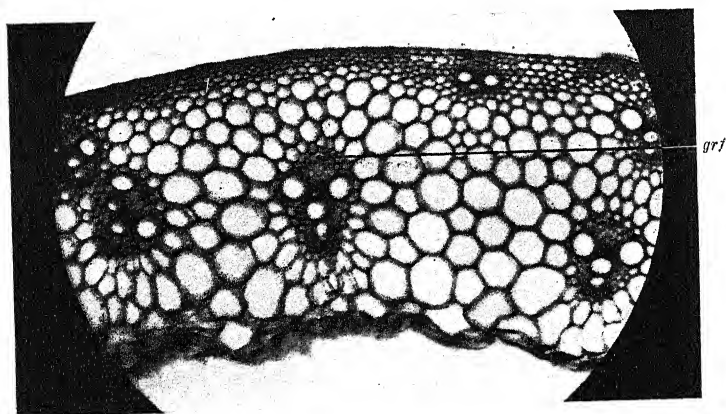
Ph. 1. — Coupe supérieure : é, épiderme ; i, îlot chlorophyllien ; as, anneau scléreux ; lc, lacune centrale ; pm, parenchyme médullaire ; vi fc, sixième faisceau cortical ; 7 fm, septième faisceau médullaire.

Ph. 2. — Coupe médiane.

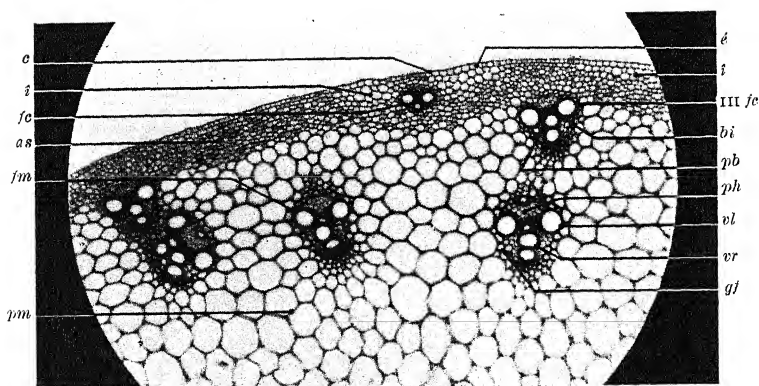




Ph. 1.
E₃α × 63.



Ph. 2.
E₃β × 63.



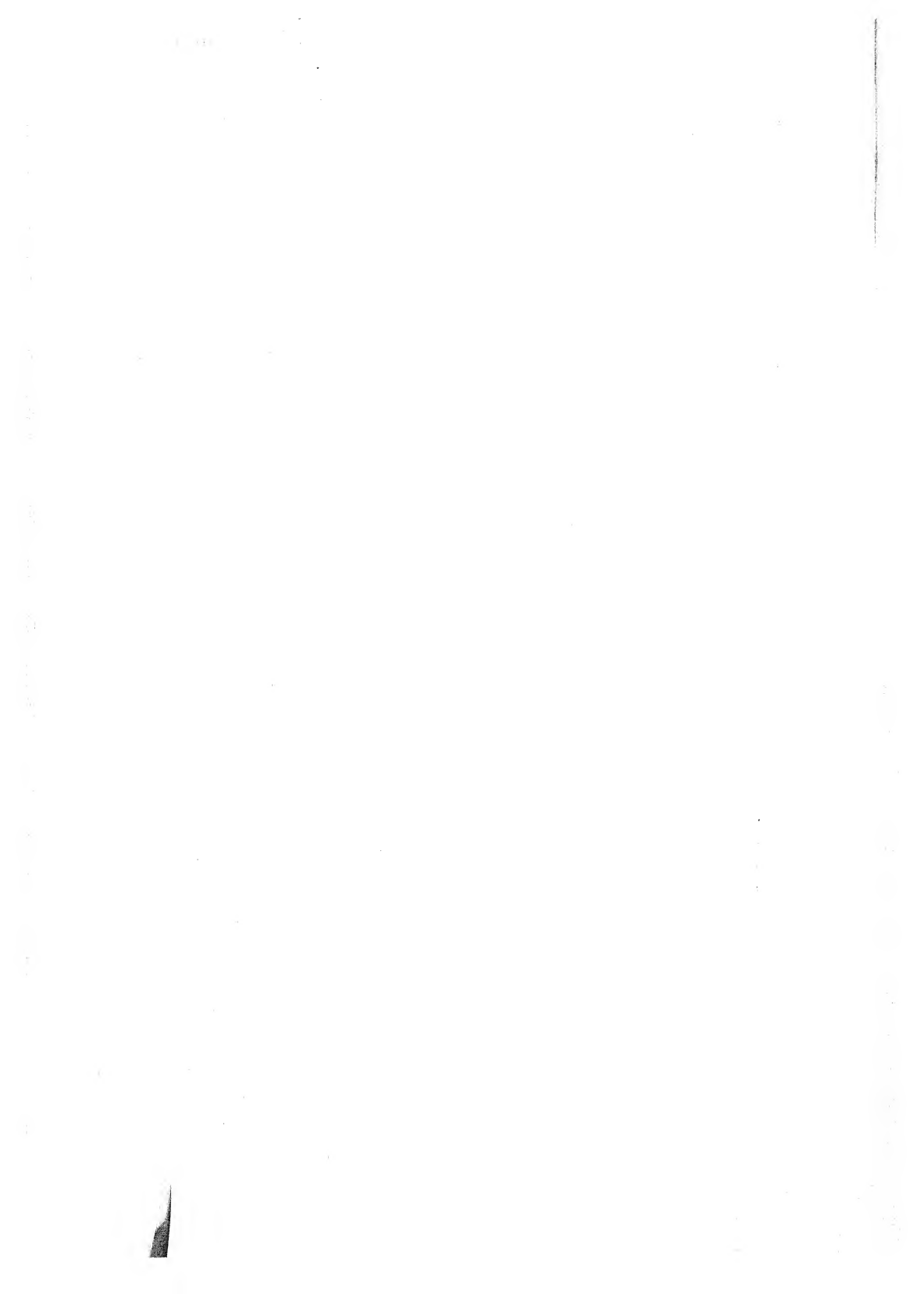
Ph. 3.
E₃γ × 63.

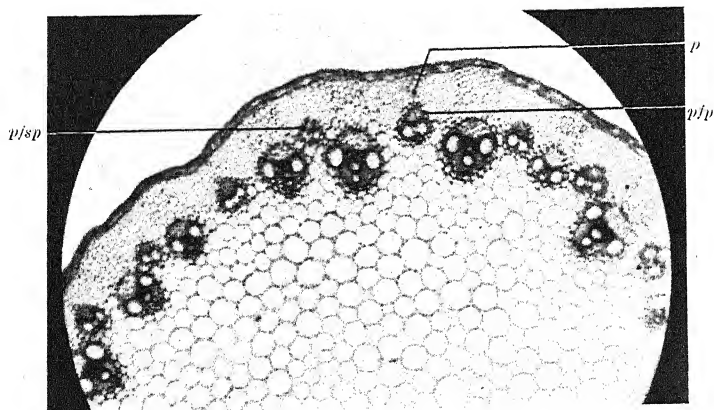
Coupes transversales du troisième mérithalle de la jeune talle E. Gr. : 63 fois.

Ph. 1. — *Coupe supérieure* : *cs*, cuticule soulevée (excoriée) ; *lc*, lacune centrale ; *i*, îlot chlorophyllien.

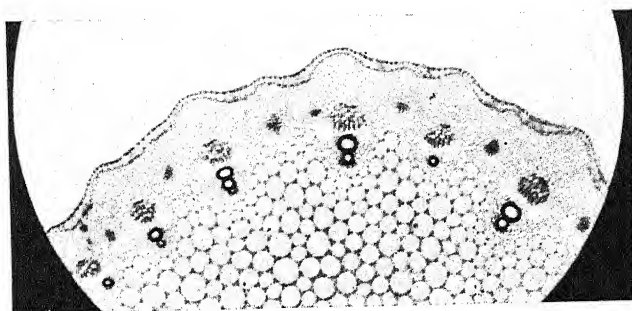
Ph. 2. — *Coupe médiane* : *grf*, grosse fibre.

Ph. 3. — *Coupe inférieure* : *c*, cuticule ; *i*, îlot chlorophyllien ; *fc*, faisceau cortical ; *as*, anneau scléreux ; *fm*, faisceau médullaire ; *pm*, parenchyme médullaire ; *é*, épiderme ; *III fc*, troisième faisceau cortical qui en haut devient médullaire ; *bi*, bande intravasculaire ; *pb*, parenchyme du bois ; *ph*, phloème (liber) ; *vl*, vaisseau latéral ; *vr*, vaisseau radial ; *gf*, gaine fibreuse.

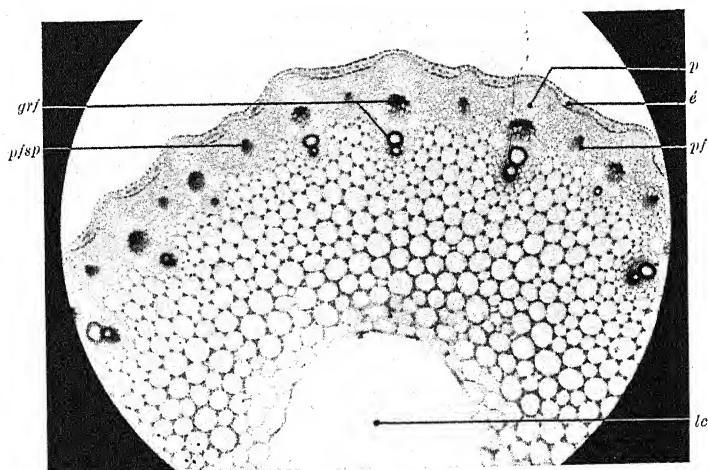




Ph. 1.
E₁α × 63.



Ph. 2.
E₁β × 63.



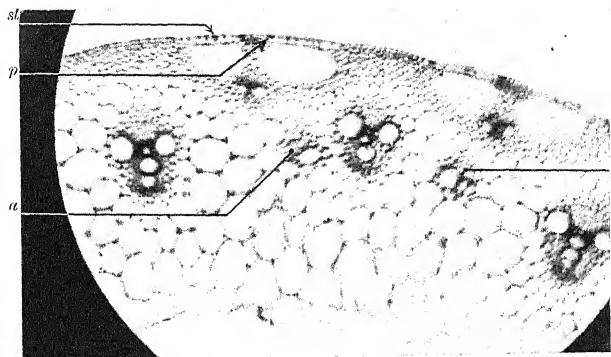
Ph. 3.
E₁γ × 63.

Coupes transversales du premier entre-nœud (supérieur) de la jeune talle E. Gr. : 63 fois.

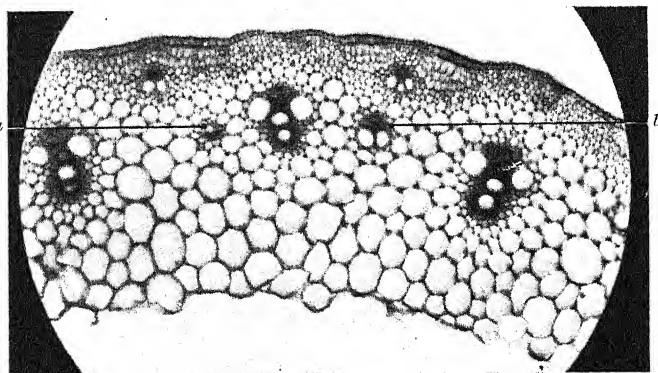
Ph. 1. — *Coupe supérieure* : *pfp*, petit faisceau avec son pilier (*p*) ; *pfsp*, petit faisceau dont le pilier n'est pas encore formé.

Ph. 2. — *Coupe médiane*.

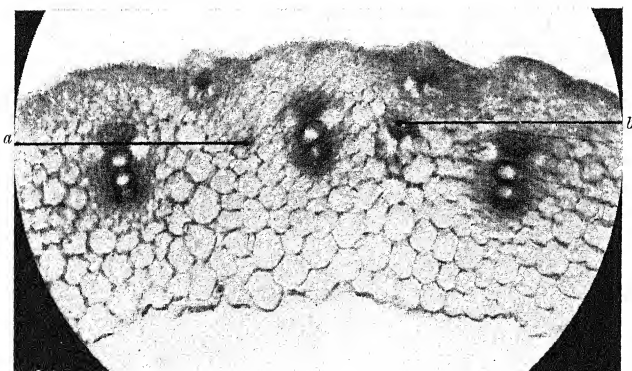
Ph. 3. — *Coupe inférieure* : *é*, épiderme ; *pf*, petit faisceau avec pilier ; *p*, pilier d'un gros faisceau ; *grf*, gros faisceau avec cambium ; *pfsp*, petit faisceau sans pilier ; *lc*, lacune centrale.



Ph. 1.
E₂Z × 63.



Ph. 2.
E₂Y × 63.



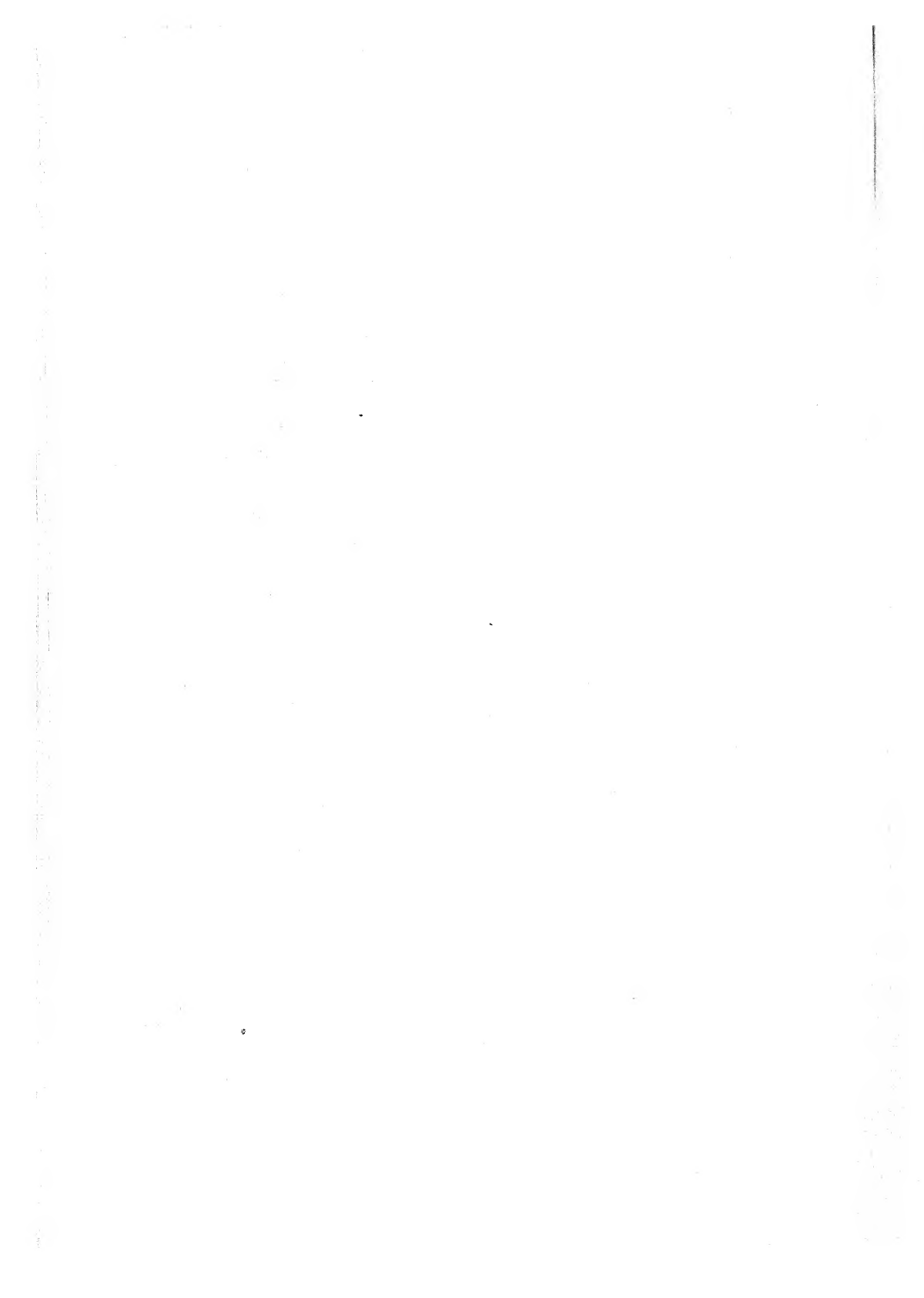
Ph. 3.
E₂Y × 63.

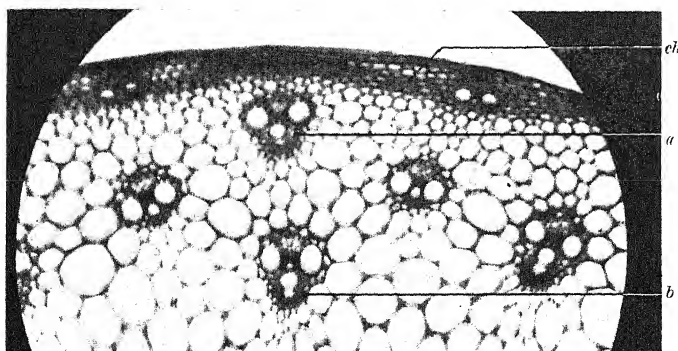
Coupes transversales du deuxième mérithalle du jeune chaume E. Gr. : 63 fois.

Ph. 1. — *Coupe supérieure*: st, stomate; p, poil; a, petit faisceau médullaire avec un gros vaisseau et son paquet libérien; b, faisceau de même âge.

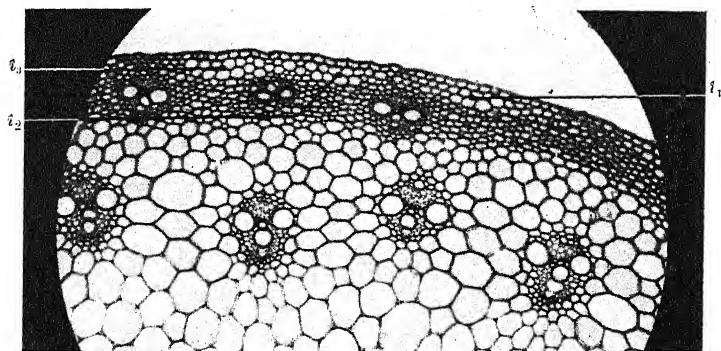
Ph. 2. — *Coupe médiane*: a, présente ici un groupe de jeunes cellules; b, garde encore l'aspect d'un faisceau, mais moins développé que dans la tranche supérieure et avec deux vaisseaux latéraux.

Ph. 3. — *Coupe basale*: a, présente seulement de vagues traces cellulaires; b, encore plus jeune et de nouveau avec trois vaisseaux.

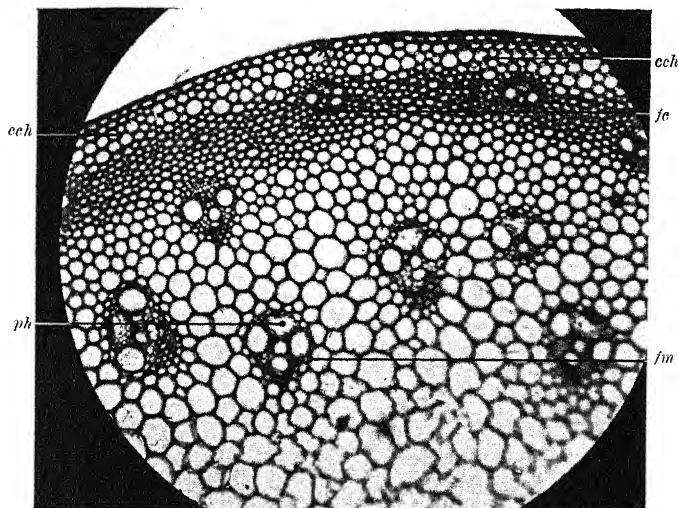




Ph. 1.
E₄ § × 63.



Ph. 2.
E₄ § × 63.

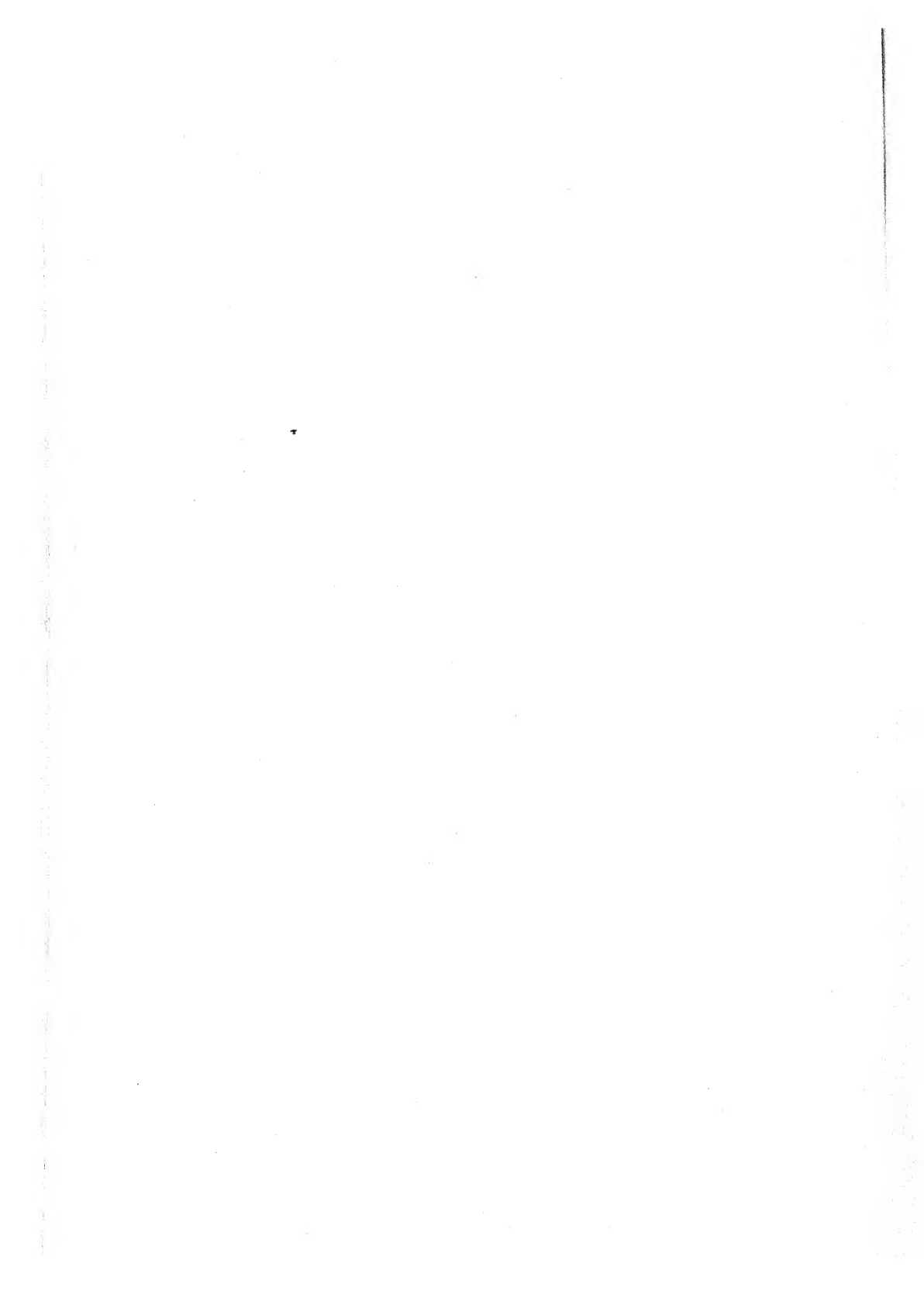


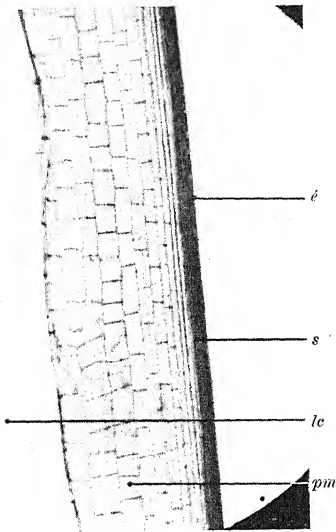
Ph. 3.
E₅ § × 63

Ph. 1. — *Coupe transversale supérieure* du quatrième entre-nœud de la jeune talle E. Gr. : 63 fois. — *ch*, chlorenchyme en forme de triangle allongé tangentiellement ; *a* et *b*, faisceaux médullaires superposés.

Ph. 2. — Le même entre-nœud, mais coupé à la base. — *t₁*, flot chlorophyllien envahissant le pilier du faisceau cortical ; *t₂* et *t₃*, îlots chlorophylliens réunis derrière le faisceau cortical et formant une bande chlorophyllienne.

Ph. 3. — *Coupe transversale médiane* du mérithalle basal (cinquième) du même chaume E, au même grossissement. — *cch*, couronne chlorophyllienne ; *fc*, faisceau cortical, séparé de l'épiderme ; son vaisseau latéral droit est divisé en deux ; *fm*, faisceau médullaire avec phloème abimé.

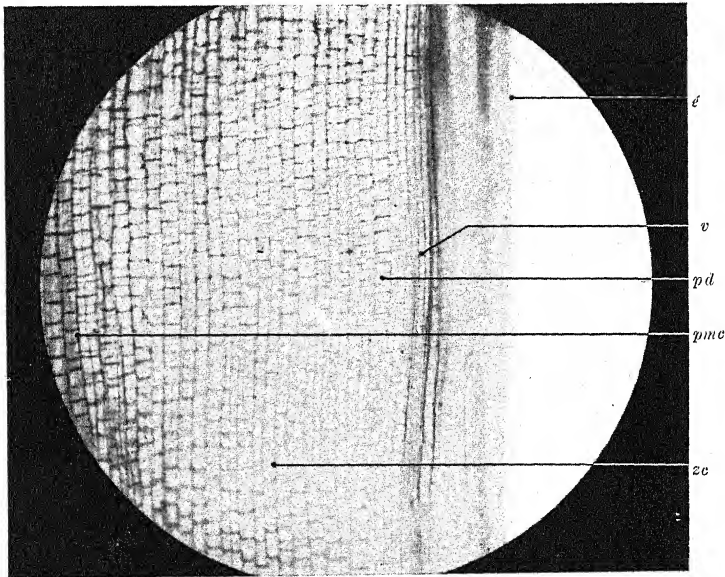




Ph. 1. — $E_{gr} \times 33$.



Ph. 2. — $E_{gr} \times 33$.



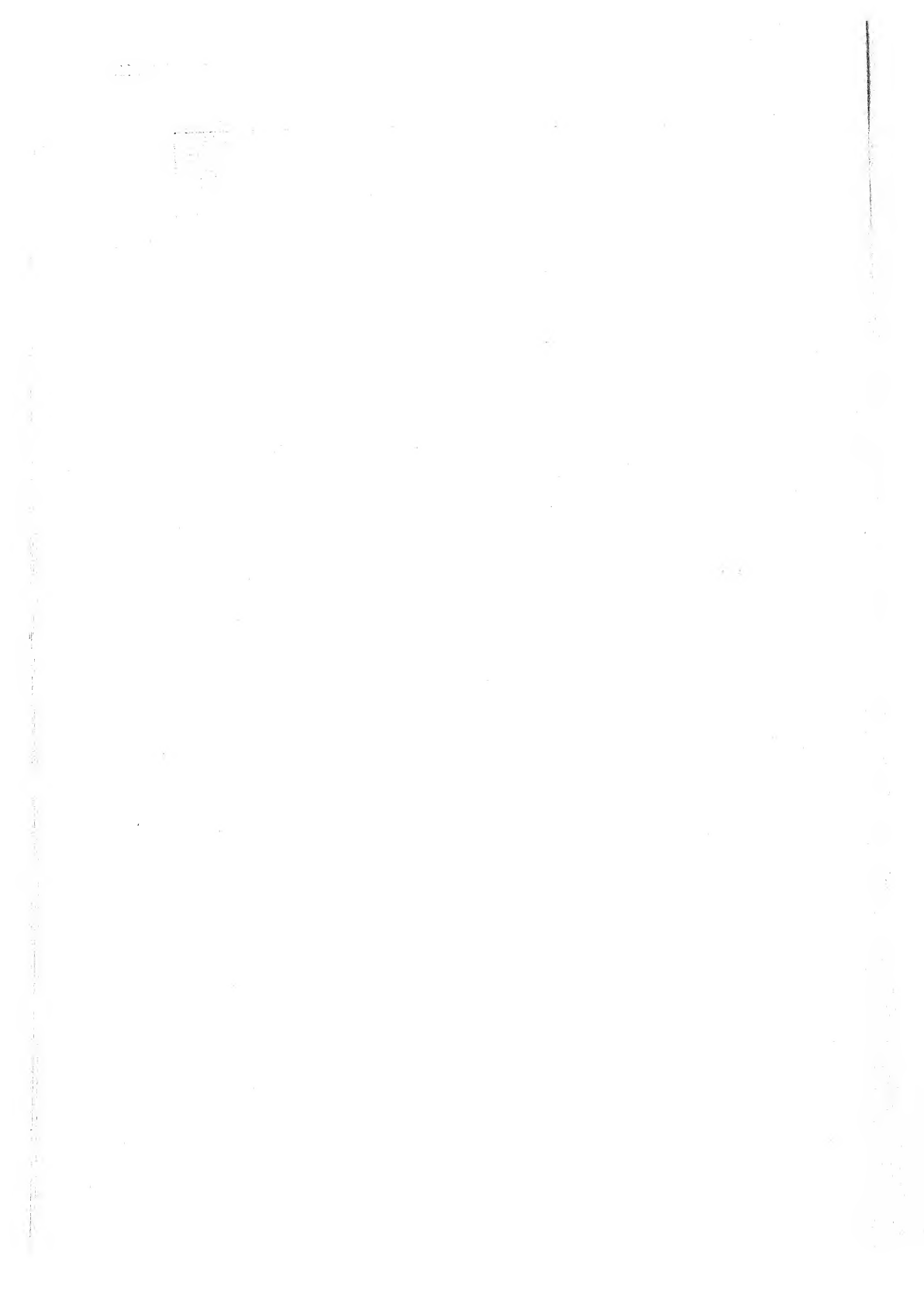
Ph. 3. — $E_{gr} \times 33$.

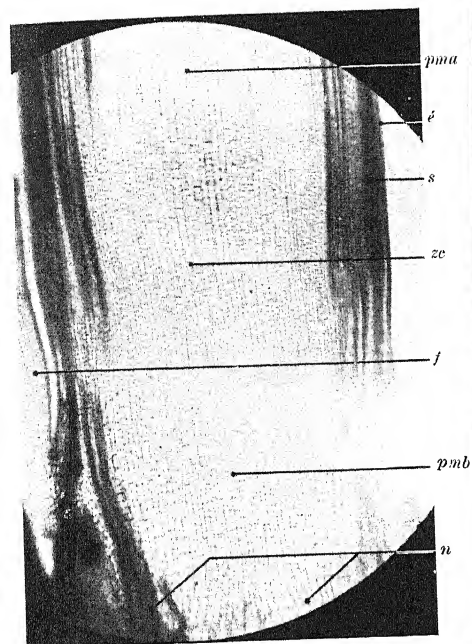
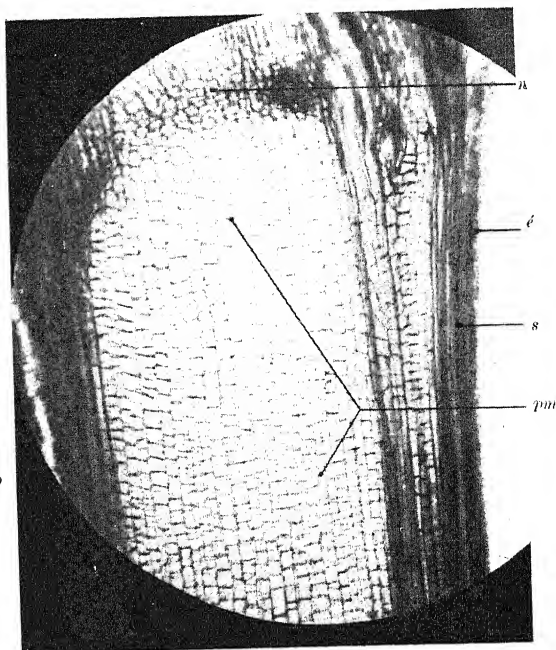
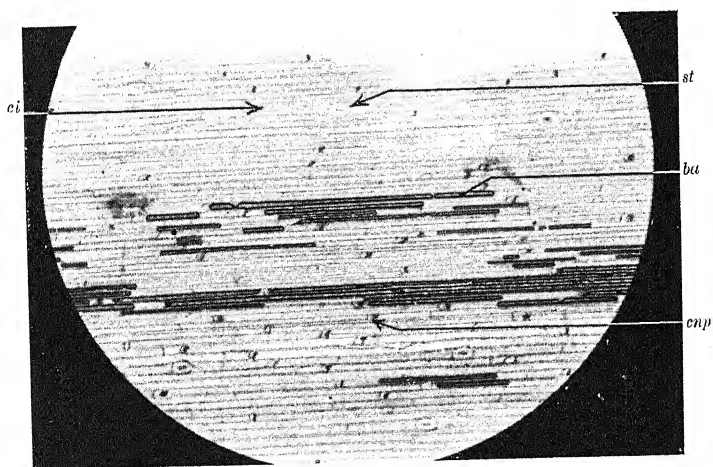
Coupes longitudinales du troisième entre-nœud du jeune chaume E. Gr. : 33 fois.

Ph. 1. — *Coupe supérieure*: é, épiderme; s, sclerenchyme; pm, parenchyme médullaire, composé de cellules rectangulaires, parfois carrées; lc, lacune centrale.

Ph. 2. — *Coupe médiane*: pm, parenchyme médullaire de cellules rectangulaires et plus allongées que dans la tranche supérieure.

Ph. 3. — *Coupe inférieure*: é, épiderme; v, vaisseau d'un faisceau; pd, rangée de cellules parenchymateuses en division; pme, parenchyme médullaire vers le centre de la coupe; zc, zone de croissance.



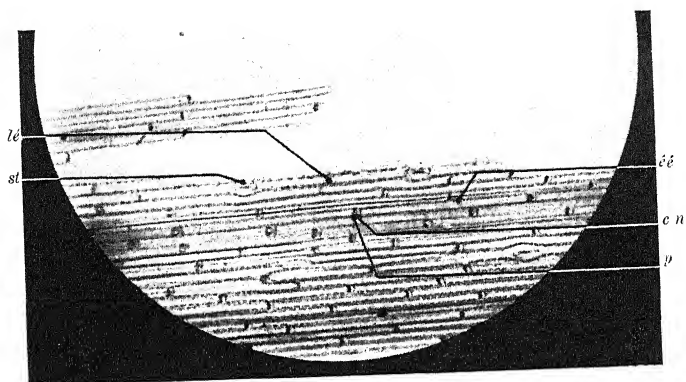
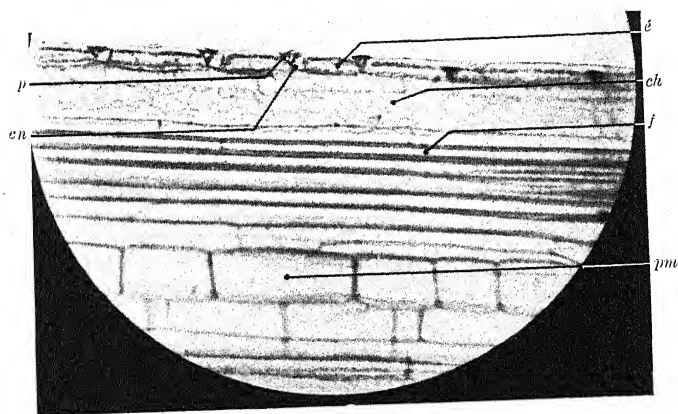
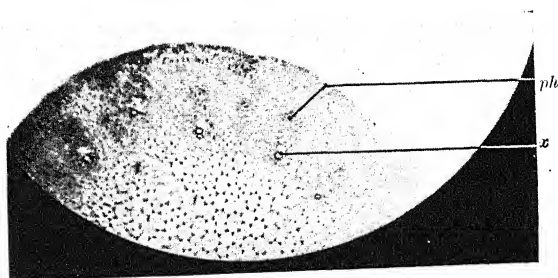

 Ph. 1. — $F_2 \gamma l \times 13$.

 Ph. 2. — $G_1 \alpha l \times 33$.

 Ph. 3. — $G_1 \gamma ts \times 63$.

Ph. 1. — Coupe longitudinale basale du deuxième entre-nœud de la talle F. Gr. : 13 fois. — é, épiderme ; s, sclérenchyme ; ze, zone de croissance internodale ; pma, parenchyme médullaire vers le milieu de l'entre-nœud ; pmb, parenchyme médullaire vers le nœud (n) ; f, base de la feuille.

Ph. 2. — Coupe longitudinale supérieure du premier mérithalle du chaume mûr G. Gr. : 33 fois. — n, nœud ; é, épiderme ; s, sclérenchyme ; pm, parenchyme médullaire composé de petites cellules.

Ph. 3. — Coupe longitudinale, basale et superficielle (relief) du quatrième entre-nœud de la talle mûre G. Gr. : 63 fois. — st, stomate ; ci, cellule naine isolée ; ba, bulle d'air dans une cellule épidermique étroite ; cnp, cellule naine qui accompagne un poil (en noir).

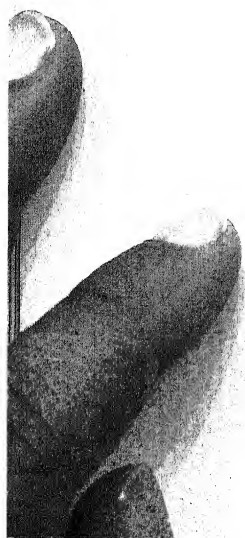


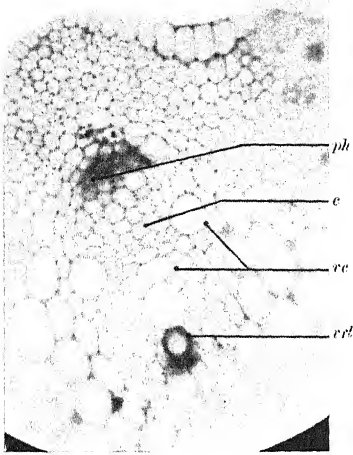

 Ph. 1. — $F_4\beta \times 63$.

 Ph. 2. — $D_3\alpha \times 102$.

 Ph. 3. — $B_2\beta \times 63$.

Ph. 1. — *Relief médian* du quatrième mérithalle du chaume F. Gr. : 63 fois. — *st*, stomate dans une zone de larges cellules épidermiques (*lé*) ; *en*, cellule naine qui accompagne un poil (*p*) dans une zone de cellules épidermiques étroites (*ée*).

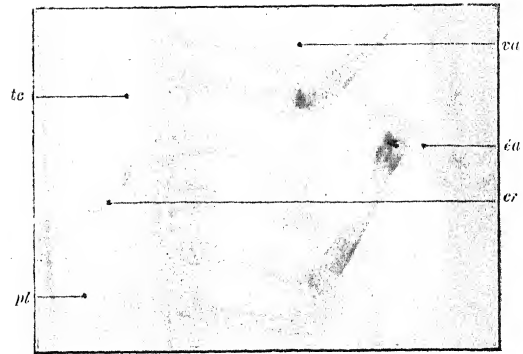
Ph. 2. — *Coupe longitudinale supérieure* du troisième entre-nœud de la jeune talle E. Gr. : 102 fois. — *p*, poil accompagné d'une cellule naine (*en*) ; *é*, cellule épidermique ; *ch*, chlorenchyme ; *f*, fibre ; *pm*, parenchyme médullaire.

Ph. 3. — *Coupe transversale médiane* du deuxième mérithalle de très jeune chaume et tardif B. Gr. : 63 fois. — Phloème (*ph*) et xylème (*x*) d'un faisceau libéro-ligneux, formés par le cambium entre eux.

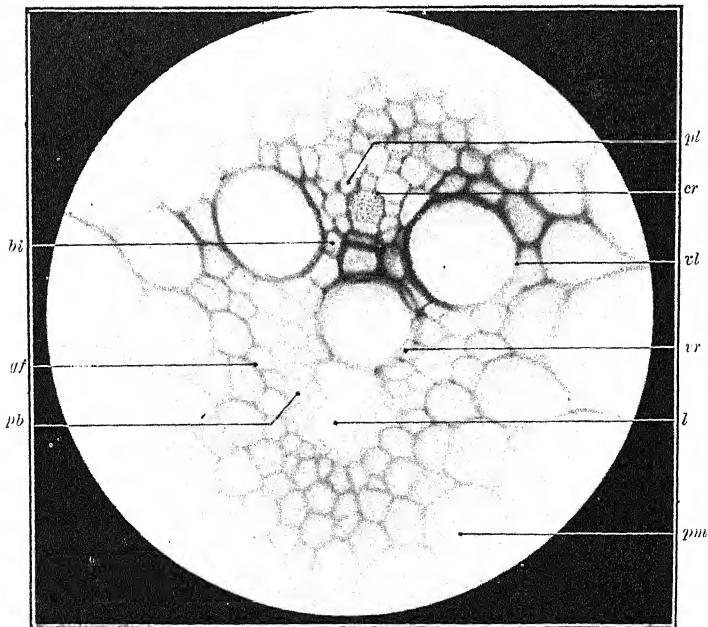




Ph. 1. — D₁₃ × 205.



Ph. 2. — E₁₂₁ × 1 045.



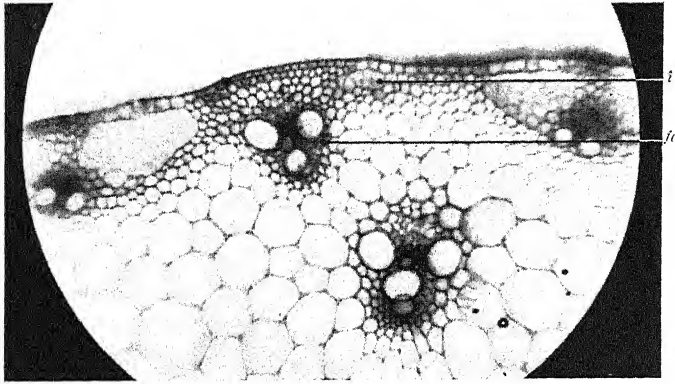
Ph. 3. — E₄₇ × 602.

Ph. 1. — *Coupe transversale médiane* du premier entre-nœud de la jeune talle D. Gr. : 205 fois. — *ph*, phloème; *c*, cambium; *vc*, vaisseaux encore jeunes (cellulosiques); *vrl*, vaisseau radial déjà lignifié.

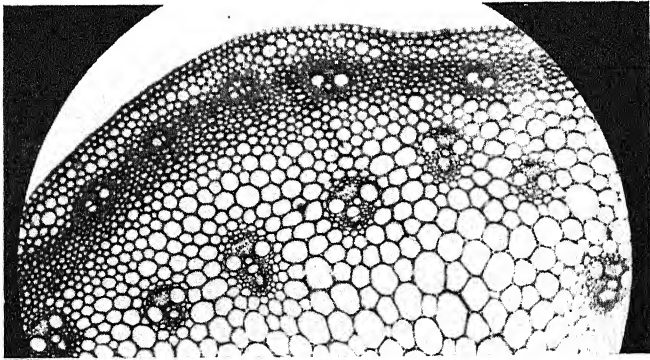
Ph. 2. — *Coupe longitudinale supérieure* du quatrième méristhale du jeune chaume E. Gr. : 1 045 fois (à immersion). — *tc*, tube criblé avec un crible (*cr*); *pl*, parenchyme libérien; *va*, vaisseau annelé; *éa*, épaississement annelé d'un vaisseau détruit dans la lacune du faisceau.

Ph. 3. — *Coupe transversale basale* d'un faisceau médullaire du quatrième entre-nœud de la jeune talle E. Gr. : 602 fois (à immersion). — *bi*, bande intravasculaire; *gf*, gaine fibreuse; *pb*, parenchyme du bois; *pl*, parenchyme libérien; *cr*, crible d'un tube criblé (retouché); *vl*, vaisseau latéral; *vr*, vaisseau radial; *l*, lacune du faisceau; *pm*, parenchyme médullaire ambiant.

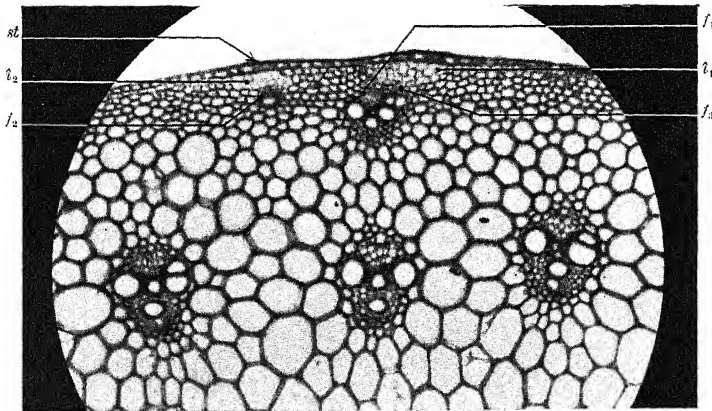




Ph. 1.
E₂α × 168.



Ph. 2.
G₆β × 48.

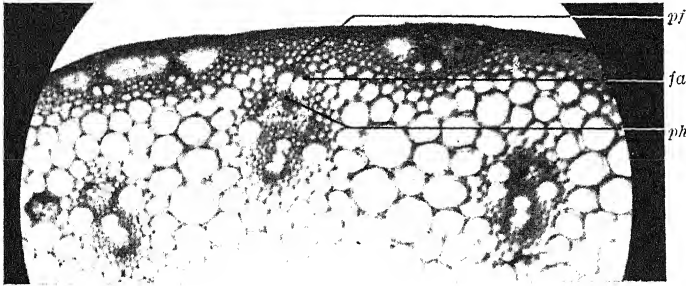


Ph. 3.
D₃α × 63.

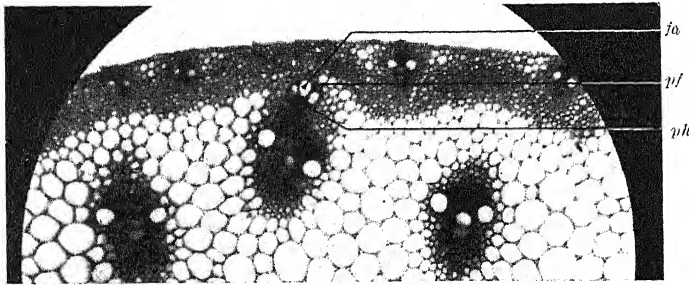
Ph. 1. — *Coupe transversale supérieure* du deuxième entre-nœud de la talle E. Gr. : 168 fois. — *fc*, ce faisceau est tout à fait médullaire à la base du mérithalle par sa constitution et absence de chlorenchyme ; ici, rentrant dans le sclérenchyme, il obtient un petit îlot chlorophyllien (*i*) et, de la sorte, devient cortical.

Ph. 2. — *Coupe transversale médiane* de l'entre-nœud basal (sixième) du chaume mûr G. Gr. : 48 fois.

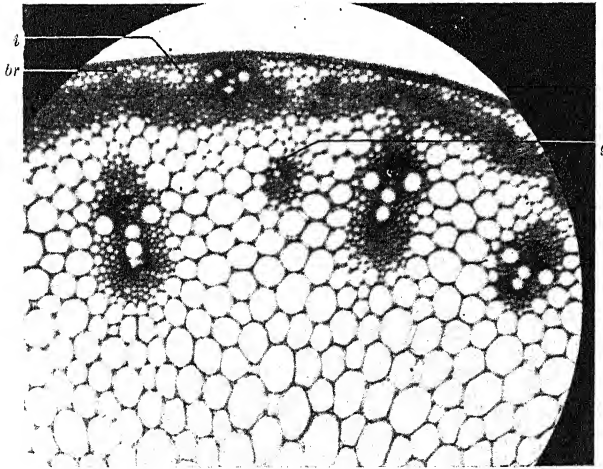
Ph. 3. — *Coupe transversale supérieure* du troisième mérithalle de la jeune talle D. Gr. : 63 fois. — *f*₁, faisceau cortical qui est entier à la base et au milieu de l'entre-nœud. Ici, il est divisé en trois : *f*₁ est resté sur place ; *f*₂ s'est écarté à gauche, avec l'îlot chlorophyllien *i*₂ ; *f*₃, composé de deux vaisseaux, et son paquet libérien est resté entre le faisceau maternel et l'îlot chlorophyllien à droite (*i*₁) ; *st*, stomate.



Ph. 1. — $G_2x \times 63$.



Ph. 2. — $G_2y \times 63$.

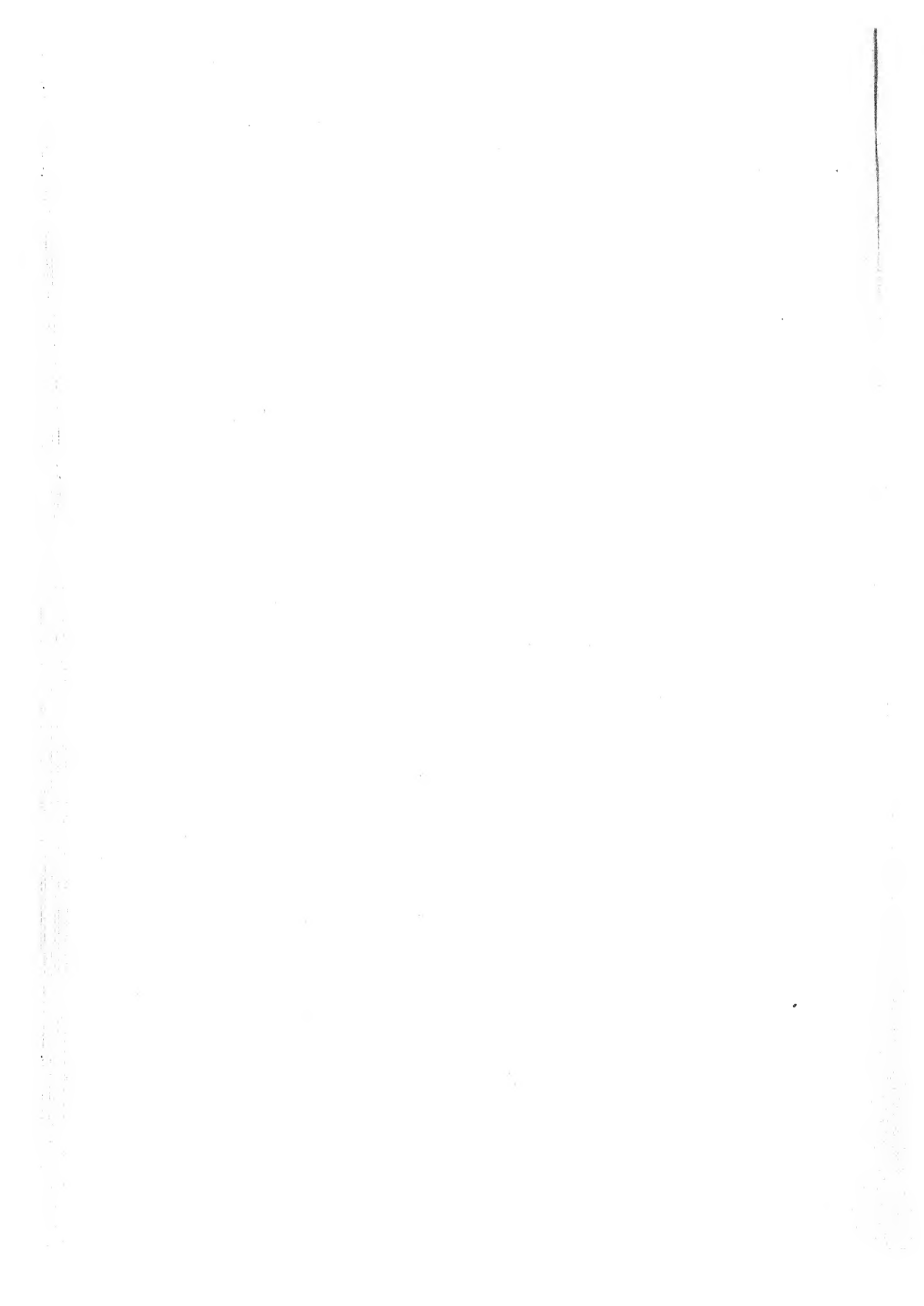


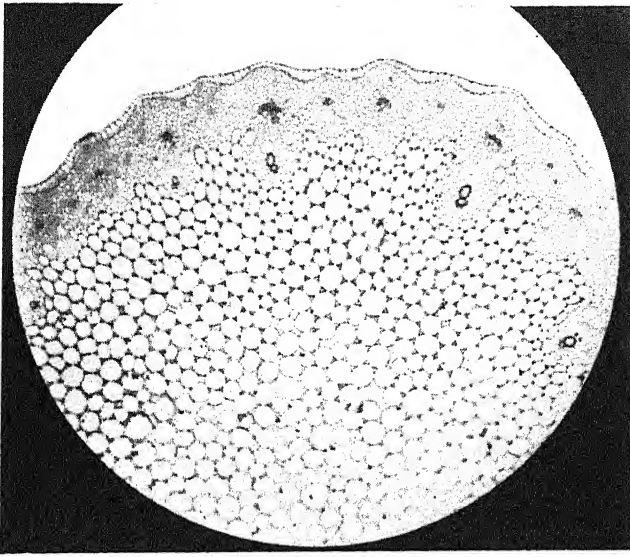
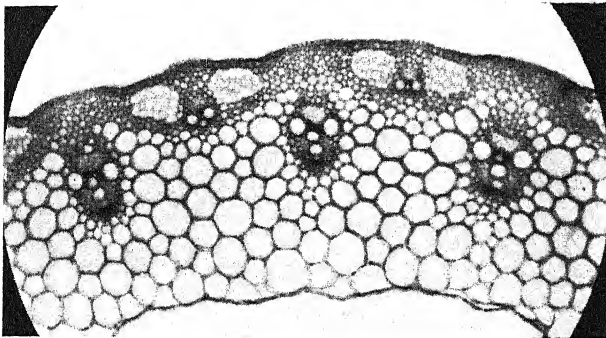
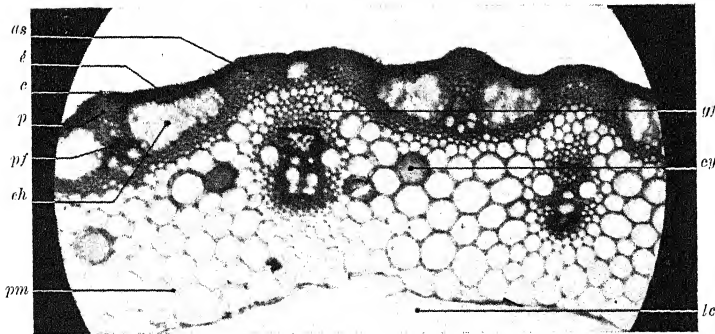
Ph. 3. — $G_2y' \times 63$.

Ph. 1. — Coupe transversale supérieure du deuxième entre-nœud de la talle G. Gr : 63 fois. — *pf*, petit faisceau formé par l'élargissement et la division d'une fibre (*fa*) de la gaine fibreuse qui remplace son bois et par séparation d'une partie du phloème (*ph*) du gros faisceau.

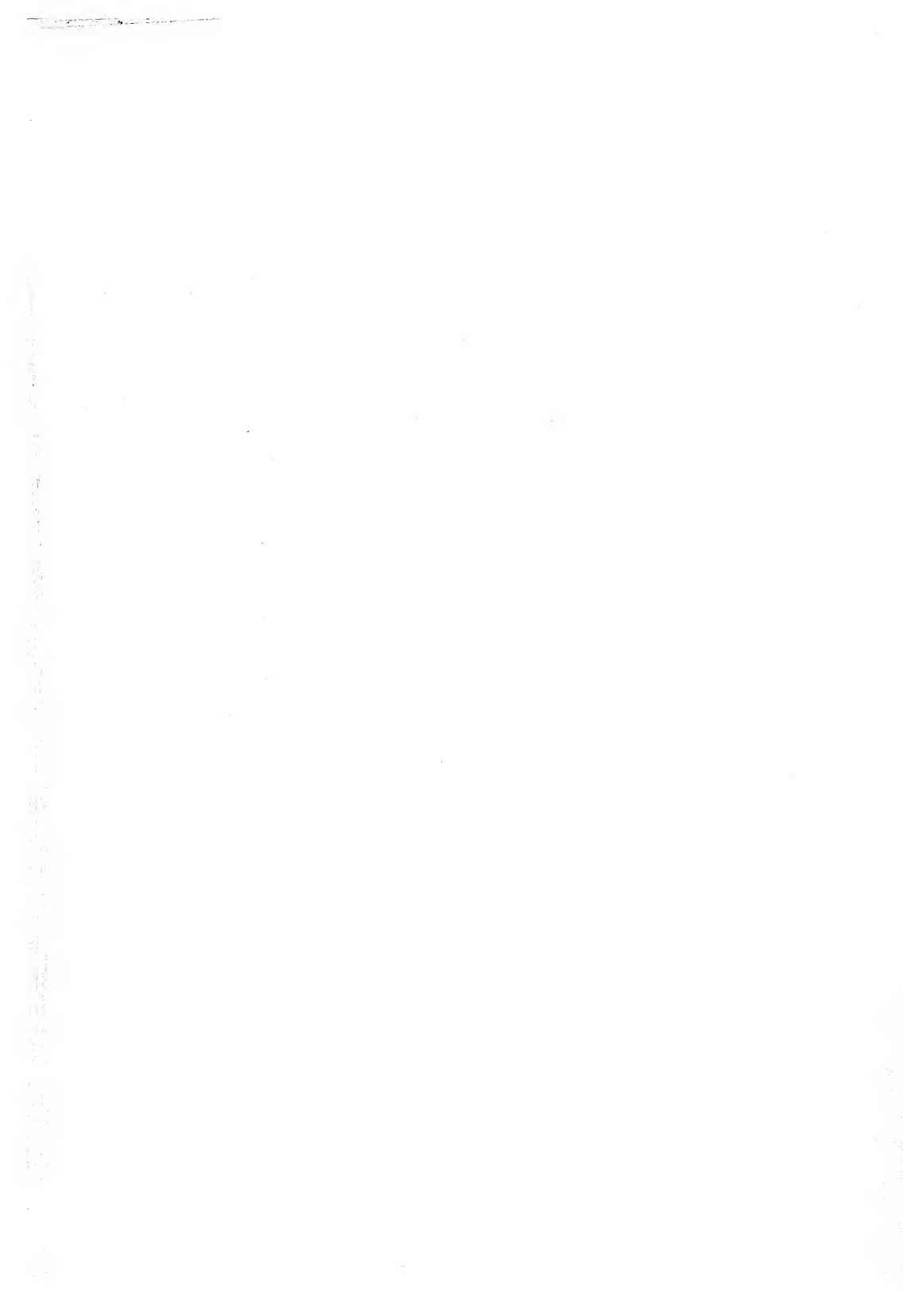
Ph. 2. — *Idem*, mais à la base du mérithalle. Ici, le « bois » est composé de trois « fibres attractives » (*fa*).

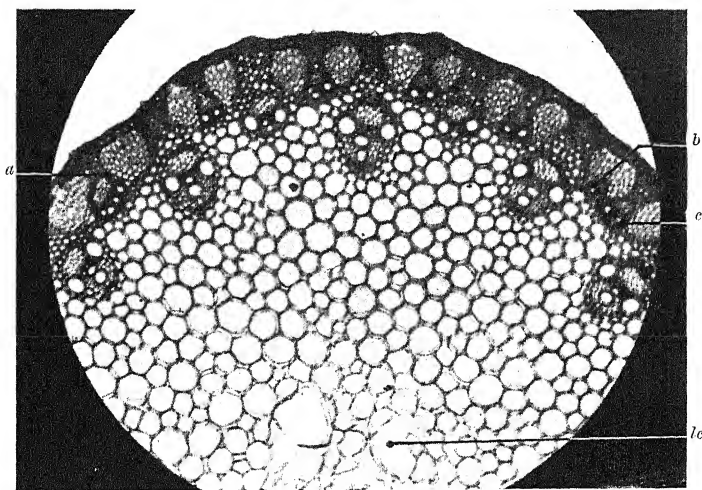
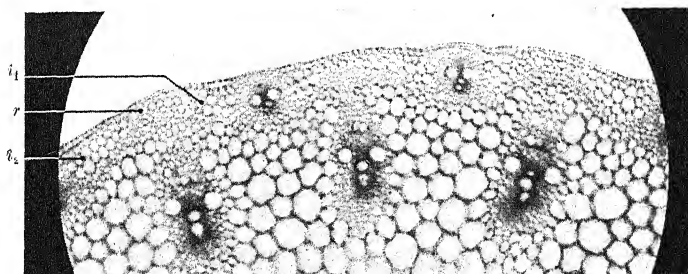
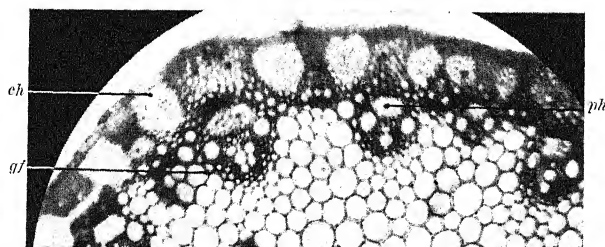
Ph. 3. — Autre partie (secteur) de la coupe précédente : *i*, îlot chlorophyllien et sa bande de réunion (*br*) avec l'îlot de gauche ; *g*, groupe de petites cellules qui, dans la partie supérieure de l'entre-nœud, se développent en faisceau libéro-ligneux (petit faisceau médullaire).




 Ph. 1.
 $D_1\beta \times 63$.

 Ph. 2.
 $F_1\beta \times 63$.

 Ph. 3.
 $G_1\beta \times 63$.

Coupes transversales médianes de l'entre-nœud supérieur des chaumes D (très jeune), F (avancé) et G (mûr). Gr. : 63 fois. — Dans la première tranche, les faisceaux libéro-ligneux, grands et petits, alternent dans un seul cercle et sont pourvus de piliers. Dans les deuxième et troisième coupes, les petits faisceaux possèdent déjà des vaisseaux radiaux et sont arrangés dans une ligne concentrique extérieure, tandis que les gros faisceaux tendent à se détacher de l'anneau scléreux et à se placer dans un deuxième cercle (intérieur). — c, cuticule très épaisse ; é, épiderme silicifié ; as, anneau scléreux ; pf, petit faisceau avec pilier (p), liber abîmé et un vaisseau radial ; ch, chlorenchyme presque entièrement détruit ; pm, parenchyme médullaire épuisé ; gf, gros faisceau avec liber détruit et vaisseaux radiaux divisés ; cy, cystolithe ; lc, grosse lacune centrale, qui est à neine indiquée en $D_1\beta$ par un relâchement du parenchyme médullaire.

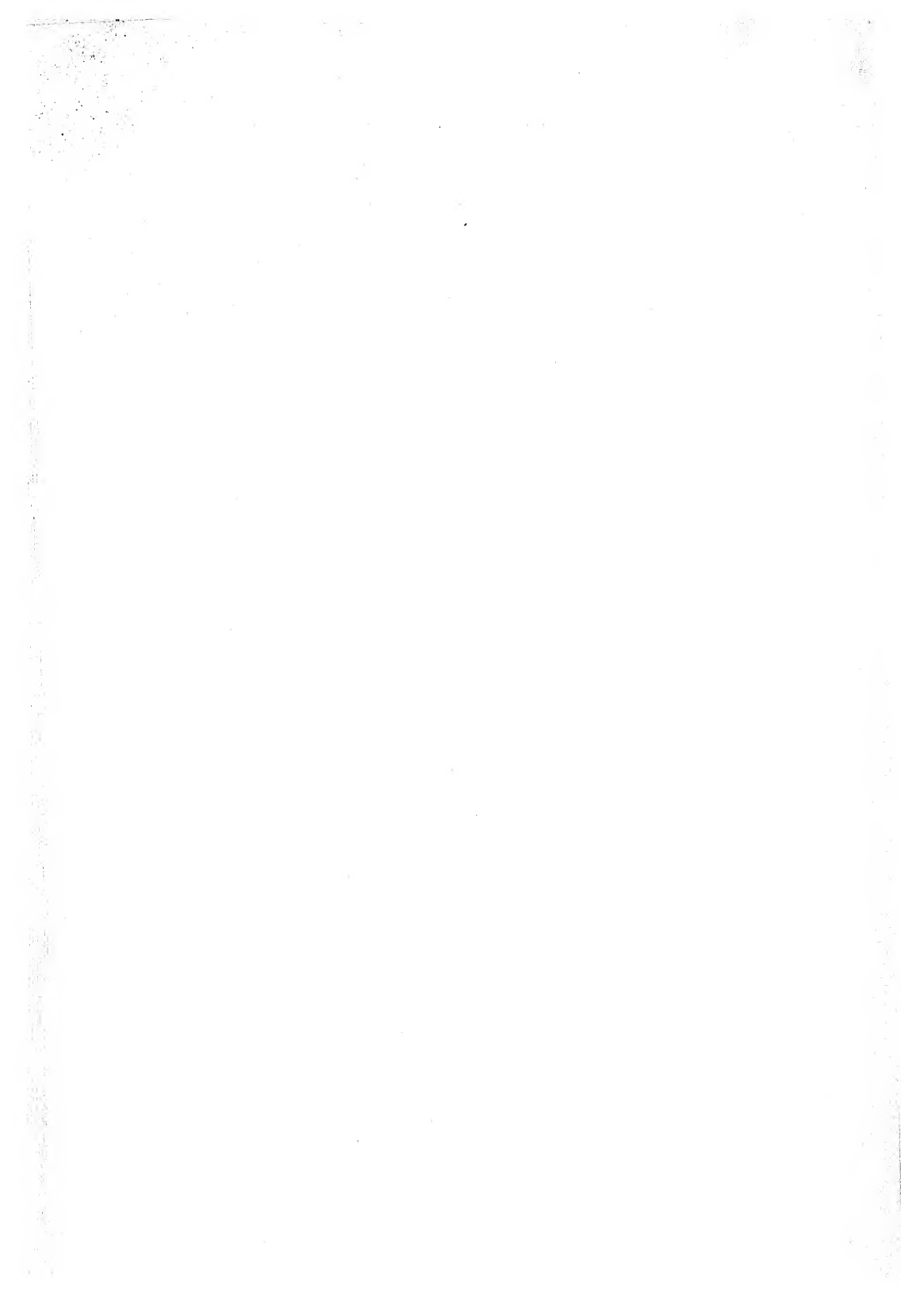



 Ph. 1. — $F_1\alpha \times 63$.

 Ph. 2. — $F_1\gamma \times 63$.

 Ph. 3. — $G_1\alpha \times 63$.

Ph. 1. — *Coupe transversale supérieure du premier mérithalle du chaume F. Gr. : 63 fois.* — *a*, petit faisceau en train de se diviser ; *b*, petit faisceau déjà séparé du faisceau maternel (*c*) ; *lc*, début de la lacune centrale dans la région supérieure de l'entre-nœud.

Ph. 2. — *Id.*, mais à la base du mérithalle. — *i*₁ et *i*₂, îlots chlorophylliens tangentiels, réunis en *r* (formation d'une bande chlorophyllienne).

Ph. 3. — *Coupe transversale supérieure du premier entre-nœud de la talle mûre G. Gr. : 63 fois.* — *ch*, chlorophylle détruite ; *gf*, gros faisceaux avec vaisseaux radiaux divisés ; *ph*, liber abîmé.



ÉTUDES COMPARATIVES
DES
CARACTÈRES CULTURAUX ET BIOLOGIQUES
CHEZ LES DEUTÉROMYCÈTES
ET
LES ASCOMYCÈTES PARASITES

Par CHARLES KILLIAN

Avec 39 figures dans le texte et 2 planches coloriées.

I. — INTRODUCTION

Les méthodes de culture en général, leurs rendements, leurs limites.

L'application de la méthode des cultures pures a rendu de grands services à la Mycologie descriptive. Elle a permis de classer définitivement beaucoup de Champignons considérés comme polymorphes, en démontrant la connexion de leurs carpophores.

Mais elle présente un intérêt tout particulier lorsque le milieu artificiel stimule ces espèces à *produire* des fructifications non signalées ou mal connues en milieu naturel. Ce fait a été établi par KLEBAHN chez *Gnomonia setacea* et chez *Guignardia Niesslii*, qui donnent, sur géloses, des conidies, inconnues dans la nature ; de même, certains *Fusarium* produisent, selon WOLLENWEBER, leurs macroconidies exclusivement sur substratum artificiel. Or, une classification rationnelle des *Fusarium*, en particulier, est impossible sans la connaissance intégrale de tous leurs organes de multiplication et de reproduction.

Dans la plupart des cas, au contraire, les Champignons, et surtout les parasites, réagissent aux conditions artificielles du milieu, en *réduisant* le nombre de leurs carpophores. Le séjour en culture exerce sur eux, à la longue, une action nocive, par suite de l'accumulation inévitable des produits du métabolisme. Ce phénomène a été analysé par un travail très pénétrant de *Brown* et *Horne*, qui ont trouvé, dans le *Fusarium acuminatum*, un matériel très favorable à leur étude.

La dégénérescence du Champignon se manifeste par la diminution de la grandeur de ses colonies, par le changement de la vitesse de croissance, des dimensions et de la septation du mycélium et des spores, par une régression de la sporulation et finalement par l'intensité variable de la pigmentation. La sensibilité de cette espèce envers l'action nocive de la culture varie d'ailleurs suivant les tronçons considérés.

D'une manière générale, parmi les réactions des Champignons aux milieux artificiels, il faut distinguer celles qui correspondent à leur adaptation à ces milieux, et qui caractérisent une phase initiale (appelée *Ankultur* par APPEL et WOLLENWEBER). Les organismes, une fois adaptés, entrent dans une seconde phase et produisent leurs organes de multiplication et de reproduction. Cet état, qualifié de *Normal kultur*, peut subsister pendant une période de deux à trois ans, au maximum, après quoi les cultures présentent des altérations très typiques, et les colonies prennent un aspect entièrement nouveau (*Abkultur*) : le mycélium végétatif gagne le dessus, tout en changeant de consistance et de couleur. En même temps, il y a avortement complet de tous les carpophores. BURKHOLDER a constaté que la dégénérescence se manifeste aussi dans les caractères microscopiques ; elle peut être retardée lorsqu'on inocule le parasite sur son hôte habituel.

Pour réduire au minimum les anomalies dues aux conditions défectueuses de la culture, on a préconisé l'emploi des milieux se rapprochant le plus possible des substrata spécifiques. Lorsqu'il s'agit d'un parasite, on choisira, pour le cultiver, les organes de son hôte normal. Ainsi, beaucoup

de *Fusarium*, parasites des parties aériennes, poussent mieux sur des tiges que sur des tubercules stérilisés. Ceux-ci, à leur tour, sont préférables à tous les milieux gélosés (APPEL et WOLLENWEBER).

Cette supériorité des milieux « naturels » semble démontrée par les faits suivants : le *Gnomonia Platani* produit tous ses organes, y compris les périthèces, lorsqu'on le cultive sur feuilles stérilisées de Platanes ; au contraire, sur décoctions gélosées de ces feuilles, la forme parfaite fait défaut (KLEBAHN).

D'autres espèces, moins sensibles, se contentent de *décoctions* ne provenant pas de leur hôte spécifique. Tel est le cas (selon BOLLE) du *Macrosporium sarciniforme*, où l'agar de cerises seul déclenche la sporulation. Au contraire, l'emploi de milieux synthétiques, ou bien une légère modification du milieu spécifique (par l'addition de sucre, par exemple), favorise unilatéralement la croissance végétative, en diminuant le nombre des conidies.

La nécessité de trouver, pour chaque espèce, son milieu spécifique a beaucoup préoccupé les mycologues. Mais ils se sont heurtés à des difficultés imprévues. Presque toujours, le développement des Champignons parasites reste incomplet, malgré les soins judicieux apportés au choix de leur substratum.

Un milieu, favorisant la croissance végétative; déprime souvent la production des organes de multiplication. Chez les *Fusarium*, par exemple, l'emploi de tiges stérilisées favorise unilatéralement la production de conidies ; l'emploi de tubercules, au contraire, favorise la croissance végétative.

Un autre inconvénient de ces milieux naturels spécifiques résulte de leur composition variable, qu'il est souvent impossible de prévoir. Ainsi, les tiges de Lupin, indispensables pour la culture de certains *Fusarium*, ont une composition différente avant et après la floraison, et cette différence dans leur nature chimique retentit très nettement sur la morphologie du Champignon auquel elles servent de substratum (APPEL); de même, les gousses de Pois, utilisées par SCHAFFNIT et BÖNING, pour cultiver le *Colletotrichum Lindemuthianum*,

favorisent tantôt la production de sporodochies, lorsqu'elles renferment beaucoup d'eau. Elles rehaussent, au contraire, la croissance végétative lorsqu'elles sont pauvres en eau et en matières nutritives.

Étant donnée cette inconstance incontrôlable des milieux naturels, on a donné la préférence très souvent aux milieux *synthétiques*. Mais la nécessité s'impose de leur trouver une composition réunissant toutes les qualités des milieux naturels. Beaucoup d'auteurs ont préconisé l'emploi de *milieux à décoctions mélangés* avec certains *corps organiques* judicieusement choisis. Ces méthodes ont donné de beaux résultats pour la culture de quelques saprophytes, spécialistes du bois (Voir le travail de LUTZ).

Pour se rapprocher davantage des conditions normales, d'autres se sont servis *simultanément* de *plusieurs milieux synthétiques* ; le Champignon, qui pousse de l'un à l'autre, subit ainsi un changement de régime analogue à celui auquel il est habitué dans la nature.

Des *milieux synthétiques stantardisés* s'imposent d'ailleurs pour toutes les études comparatives. BRIERLEY les trouve indispensables pour caractériser certaines espèces jordaniennes, telles qu'on les connaît dans beaucoup de Champignons (par exemple chez le *Botrytis*). CHODAT en préconise l'emploi pour l'étude des petites espèces du *Phoma alterniacearum*.

Les milieux synthétiques sont précieux encore à d'autres points de vue. En variant systématiquement leur composition, on peut faire des études intéressantes relatives à l'influence de la nutrition sur certains caractères morphologiques des Champignons. M^{lle} WESTERDYK a constaté, chez certains *Glaeosporium*, un rapport direct entre la composition du milieu de culture et la grandeur des spores ; ces rapports sont bien plus prononcés, par exemple, chez le *Glaeosporium* du Platane que chez celui du Chêne. Des faits analogues ont été observés pour les tronçons du *Colletotrichum glaesporioides*. BROWN trouve des rapports entre la teneur en P et en Az, et le facteur C : Az d'une part et le cloisonnement des conidies chez le *Fusarium* de l'autre.

De pareilles recherches sont d'autant plus intéressantes

qu'elles nous permettent de formuler des conclusions se rapportant à l'origine des petites espèces dans la nature. Je cite, dans cet ordre d'idées, mes études sur le *Monilia* des Cerises douces et sur le *Monilia* des Cerises acides. J'ai démontré que leurs caractères morphologiques sont influencés, avant tout, par les conditions ambiantes. Ayant défini ces conditions, j'ai réussi à faire produire les caractères du *Monilia* de la Cerise aigre au *Monilia* de la Cerise douce. Comme la Cerise douce est le produit d'une culture artificielle tardive, j'en ai conclu que les caractères particuliers à son parasite résultent de l'influence des conditions chimiques, modifiées au cours de la domestication, par rapport à celles de son ancien hôte.

Voilà les avantages que peut présenter, pour certains genres de recherches, l'emploi de milieux synthétiques standardisés. Mais, très souvent, ces milieux ne sont pas préférables aux milieux naturels ; ils leur sont, au contraire, parfois inférieurs, en particulier lorsqu'il s'agit d'obtenir, en milieu artificiel, toute la série des carpophores.

D'autre part, il ne faut pas considérer comme infaillibles les milieux naturels. Maint mycologue, après de longs tâtonnements infructueux, a été amené à constater que l'incapacité d'un Champignon de fructifier en culture n'a aucun rapport avec la nature du milieu, mais qu'elle constitue bien un *caractère spécifique de l'espèce*.

On a essayé d'interpréter ce fait en établissant un parallèle entre les caractères cultureux des Champignons et leurs caractères biologiques, tels qu'ils se manifestent dans la nature. Mais cette idée a dû être abandonnée, car il peut y avoir des différences fondamentales entre les réactions en culture de deux espèces parasitaires, malgré l'identité de leurs caractères biologiques. Ainsi, le *Gnomonia Platani* fructifie volontiers en milieux artificiels, tandis que les *Gnomonia alniella* et *tubiformis* ne s'y développent nullement (KLEBAHN).

Le *Vermicularia Eryngii*, demi-saprophyte, ne m'a jamais donné trace des conidies, même pas sur agar de malt, où ses carpophores se rapprochaient le plus de leur état naturel. Au contraire, le *Vermicularia varians*, qui a bien plus les

allures d'un parasite, forme en abondance des conidies, même à l'état d'hypomycète.

De même, les différentes espèces de *Colletotrichum* réagissent, dans un milieu donné, d'une façon totalement différente à l'influence du p^H , de la température, de la lumière, de la pression du CO_2 (BURGER). Ces réactions sont, en apparence, indépendantes de leur mode de vie et ne présentent aucune relation directe de cause à effet.

De ces exemples, on peut tirer les conclusions suivantes : les efforts de trouver des milieux spécifiques soit naturels, soit synthétiques, sont fréquemment voués à des succès. Le hasard semble souverain. Telle espèce ne s'adapte à aucun milieu artificiel; telle autre s'y adapte facilement et présente même des réactions inconnues dans les conditions normales.

De pareilles *variations autonomes*, qualifiées de *mutations*, ont été fréquemment signalées en milieux artificiels. Ayant déjà traité cette question, je m'en reporterai surtout à mon travail et à une mise au point toute récente de CHODAT; je n'y insisterai pas davantage.

D'après mes conclusions, toutes les variations autonomes, observées en culture, doivent être considérées comme *normales*, inhérentes aux Champignons, car elles se présentent exactement de la même façon dans la *nature*. Elles nous fournissent les meilleures preuves que l'espèce en question s'est parfaitement adaptée au milieu artificiel.

Ces *variations en milieu naturel* sont très frappantes chez certains *Glomerella*, selon SHEAR. Cet auteur a trouvé, pour une espèce donnée, de plus nombreuses variations sur un même hôte, que pour cette même espèce, lorsqu'il l'étudiait sur plusieurs hôtes, appartenant à des espèces différentes.

D'autres modifications, en milieu naturel, ont été signalées pour le genre *Fusarium*.

On a même réussi, dans quelques cas, à donner des précisions relatives à la nature du milieu responsable de ces variations.

On connaît ainsi un *Mycosphærella* (GROSSENBACHER et

DUGGAR), qui donne des périthèces, exclusivement, lorsqu'on l'inocule sur *Cucurbita pepo*. Sur d'autres *Cucurbitacées*, il produit, au contraire, des pycnides.

Les pycnides du *Guignardia Bidwellii*, selon REDDICK, ont leurs ostioles mieux développés dans les feuilles de la Vigne qu'à l'intérieur de ses fruits.

Je n'insiste pas davantage sur la question des variations en milieu naturel (on se reportera à mon mémoire de 1926), mais j'en tire la conclusion suivante : si les espèces offrent de telles variations dans la nature, on ne s'étonnera pas si, en milieu artificiel, elles présentent également de nombreux changements spontanés.

Il en résulte que les *caractères autonomes* des Champignons, inaccessibles à toute influence du milieu, *imposent des limites aux méthodes de cultures* les plus judicieuses.

Ayant cultivé moi-même un grand nombre de *Deuteromycètes* et d'*Ascomycètes* parasites, j'exposerai, dans ce qui suit, mon point de vue relatif aux questions préalablement posées. Je comparerai leurs réactions en milieu artificiel aux réactions en milieu naturel. Il en ressortira ainsi quelle est la part de l'influence du milieu et quelle est la part des qualités inhérentes.

II. — PARTIE DESCRIPTIVE

A. — TECHNIQUE

Pour atteindre mon but, il s'agissait d'étudier les Champignons dans la nature, puis de les observer sur un grand nombre de milieux de culture.

Comme, bien souvent, les stades hibernés sont introuvables au printemps, j'ai maintenu des feuilles mortes, parasitées, en plein air dans des pots de fleurs, sur une couche de terre et de mousse, garanties par un treillis métallique. Malgré ces précautions, certains matériaux délicats ont été détruits par des microorganismes rongeurs, et, par la force des choses, mes résultats ont été incomplets.

Pour ce qui est des cultures, je me suis servi d'un milieu synthétique, à base de MgSO_4 (0,2 p. 100) + K^2HPO_4 (0,2 p. 100), auquel j'ai incorporé un sel azoté $(\text{NH}_4)^2 \text{SO}_4 \text{KNO}_3$, asparagine, peptone) (0,1 p. 100 ou 1 p. 100), puis de la glucose (0,1 p. 100 ou 1 p. 100). Les différences ainsi réalisées entre les milieux de culture étaient suffisantes pour déclencher les réactions les plus typiques. Dans certains cas, il me paraissait nécessaire de varier davantage, qualitativement et quantitativement, la source de carbone et d'azote.

Enfin, je me suis servi de nombreux milieux à décoctions, tels que l'agar de malt, le salep, les carottes, la farine et de matières végétales stérilisées, souvent combinées avec des géloses.

Pour étudier, en détail, la structure de mes Champignons sur tous ces milieux, j'ai dû fixer mes cultures et les inclure à la paraffine. Certaines observations supplémentaires ont été faites en cultures sur lames, plus favorables à l'étude du mycélium et des conidies. Des expériences d'infection ont complété ces études.

B. — MATÉRIEL

Mes recherches devaient porter, d'après mon premier plan, exclusivement sur des *Ramularia*. Ce genre étant mal délimité, j'ai dû élargir mon programme et adjoindre des genres voisins, tels que *Ocularia*, *Cercospora*, *Graphium*, etc.

M'étant attaché, au cours de mes recherches, à étudier l'action du milieu sur la production de leurs pycnides, j'ai dû étendre le sujet au genre *Septoria*, à fructification exclusivement endosporée, puis à quelques genres apparentés.

Comme, d'autre part, aucun des *Deutéromycètes* signalés ci-dessus ne produit des périthèces en milieu artificiel, j'ai eu recours aux *Hypomyces* pour étudier la physiologie de ces organes.

C. — RECHERCHES

RAMULARIA

Le genre *Ramularia* a été traité par la plupart des auteurs exclusivement au point de vue taxonomique. Leurs travaux, faits sur un matériel d'herbier, présentent le flanc à de nombreuses critiques. Les questions biologiques, en particulier, sont complètement négligées, et nos connaissances, concernant ces espèces, sont réduites, très souvent, à des diagnoses incomplètes. Mes publications antérieures sur cette matière me dispensent d'analyser les recherches de TULASNE, BREFFELD, SCRIBNER, VOGLINO, FÜCKEL, JAAP, PRILLIEUX, LIENHARDT et celles, plus importantes pour nous, de WOLLENWEBER, SCHELLENBERG, KLEBAHN, LAIBACH et LIKHITÉ.

L'inhomogénéité du genre *Ramularia* est un fait sur lequel STERNON a insisté tout récemment. Anticipant sur ce qui sera dit plus tard, je signale quelques-unes de ses conclusions concernant la délimitation de ce genre.

Aucun des caractères génériques, établis par les différents

classificateurs, n'est valable pour l'ensemble des espèces. D'autre part, les *Ramularia* ont, par leur forme ascosporee, des affinités indubitables avec des genres qu'on considèrerait, jusqu'à présent, comme étant de parenté plus ou moins éloignée.

STERNON montre, en particulier, que les différences entre le *Ramularia* et les *Ovularia*, *Didymaria*, *Septocylindrium*, *Cercospora*, *Cercospora*, *Oidium*, *Fusidium*, *Fusarium*, *Cylindrosporium*, *Cylindrium*, sont insignifiantes.

Les uns et les autres possèdent des conidies, parfois cylindriques, qui peuvent être réunies en chaînes. Il faudrait donc tous les classer dans un seul genre, à n'en juger que d'après la forme de leurs conidies.

L'occasion se présentera de formuler certaines réserves, relatives aux conclusions de STERNON. Mais, en ce qui concerne l'inhomogénéité du genre *Ramularia*, j'approuve entièrement les résultats auxquels est arrivé cet auteur.

Pour éviter toute ambiguïté due à une classification insuffisante, j'ai limité mon choix aux espèces, spécialisées en parasites. Ainsi compris, le genre *Ramularia* renferme des représentants qui offrent entre eux des affinités indubitables.

Quant aux auteurs qui ont examiné jusqu'ici ces *Ramularia* parasitaires, ils se sont préoccupés d'établir la connexion entre leurs formes parfaite et imparfaite. Je me suis attaché plutôt à étudier l'influence du milieu artificiel et du milieu naturel sur leur structure.

1. — *Ramularia Sambucina* Sacc.

L'étude de cultures en milieux standardisés, jointe à l'observation dans la nature, m'a fourni des résultats inattendus pour le *Ramularia Sambucina*. J'ai isolé ce parasite des trois espèces de *Sambucus* (*Sambucus ebulus*, *racemosa* et *nigra*), où l'avaient signalé les auteurs, et j'ai constaté qu'il s'agissait de trois races, à réactions différentes.

2. — *Ramularia Sambucina ebuli*.
(Fig. I et II.)

Les infections dues au *Ramularia Sambucina* sont particulièrement nombreuses sur *Sambucus ebulus*. La présence

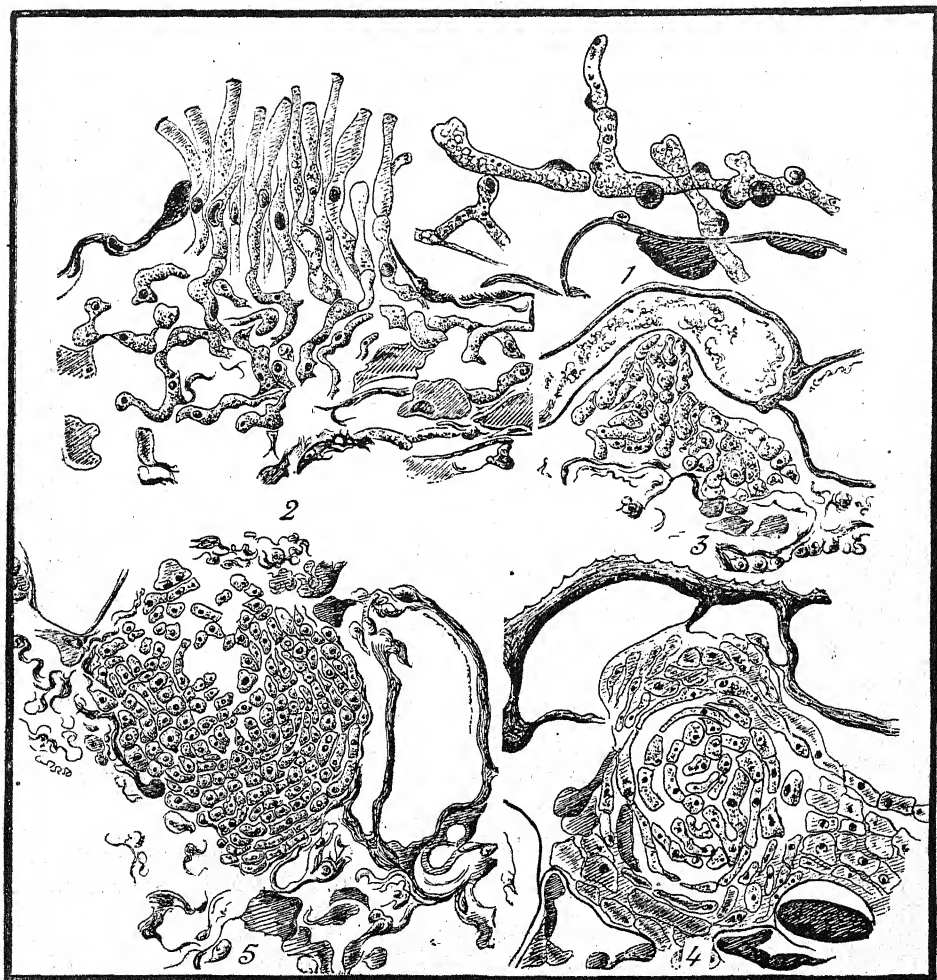


Fig. I. — *Ramularia Sambucina ebuli*. — 1, Mycélium; 2, Conidiophore; 3-5, Développement des pycnides (nature). (Gross. : 600.)

du parasite se trahit, dès le mois de juin, par l'apparition de taches brun rougeâtre, qui s'agrandissent et se dessèchent au centre ; après quoi, elles prennent une teinte argentée,

limitée par un liséré étroit de couleur pourpre. Les tissus, entièrement nécrosés, envahis par le parasite, sont parcourus d'un mycélium variqueux, muni de suçoirs, et qui renferme des noyaux de grande taille (fig. 1, Fig. I). Sur ce mycélium, sis au voisinage de l'épiderme, se greffent directement les filaments conidifères, issus d'hyphes, renflées à leurs extrémités. Ils sont courts et variqueux et disposés parallèlement les uns aux autres ; chaque filament se termine en une papille, d'où se détache une conidie unique (fig. 2).

Ce même mycélium sous-épidermique peut se masser en glomérules (fig. 3) ; on voit les hyphes s'enrouler les unes autour des autres et prendre une disposition concentrique (fig. 4). Leurs parties centrales s'élargissent et se gonflent de protoplasme ; puis elles se fractionnent en articles uninucléés. Ce fractionnement gagne, de proche en proche, les parties périphériques de l'ébauche (fig. 5). Il en résulte finalement une pycnide à enveloppe mince, remplie entièrement d'un tissu sporigène (fig. 6).

Outre les pycnides, j'y ai trouvé une autre catégorie de fructifications endosporées, qui résultent également de pelotons mycéliens. Ces fructifications se distinguent des pycnides par le fait que leur centre reste massif, au lieu de se transformer en tissu sporigène ; il s'agit, par conséquent, de sclérotés.

Conidiophores, pycnides et sclérotés rentrent indubitablement dans le cycle évolutif du *Ramularia Sambucina* ; la connexion entre les sclérotés et les conidiophores ressort nettement de la figure 7 (Fig. II) ; le mycélium des conidiophores peut aussi se greffer directement sur un sclérote.

Des sclérotés il n'y a qu'un pas à une quatrième catégorie de carpophores, qui sont ébauchés dans les feuilles mortes dès le mois de décembre : ce sont les *périthèces*.

Ils se distinguent des sclérotés par une série de caractères : leur forme est plus régulière (en losange) et leur différenciation est plus nette ; de l'enveloppe, on voit vers l'intérieur se détacher un tissu filamenteux ; à son centre se dessine une cavité, tapissée de crochets ascogènes et de proasques (fig. 8).

J'ai maintenu ces périthèces en plein air, et je les ai fréquemment arrosés, pendant les périodes sèches du printemps,

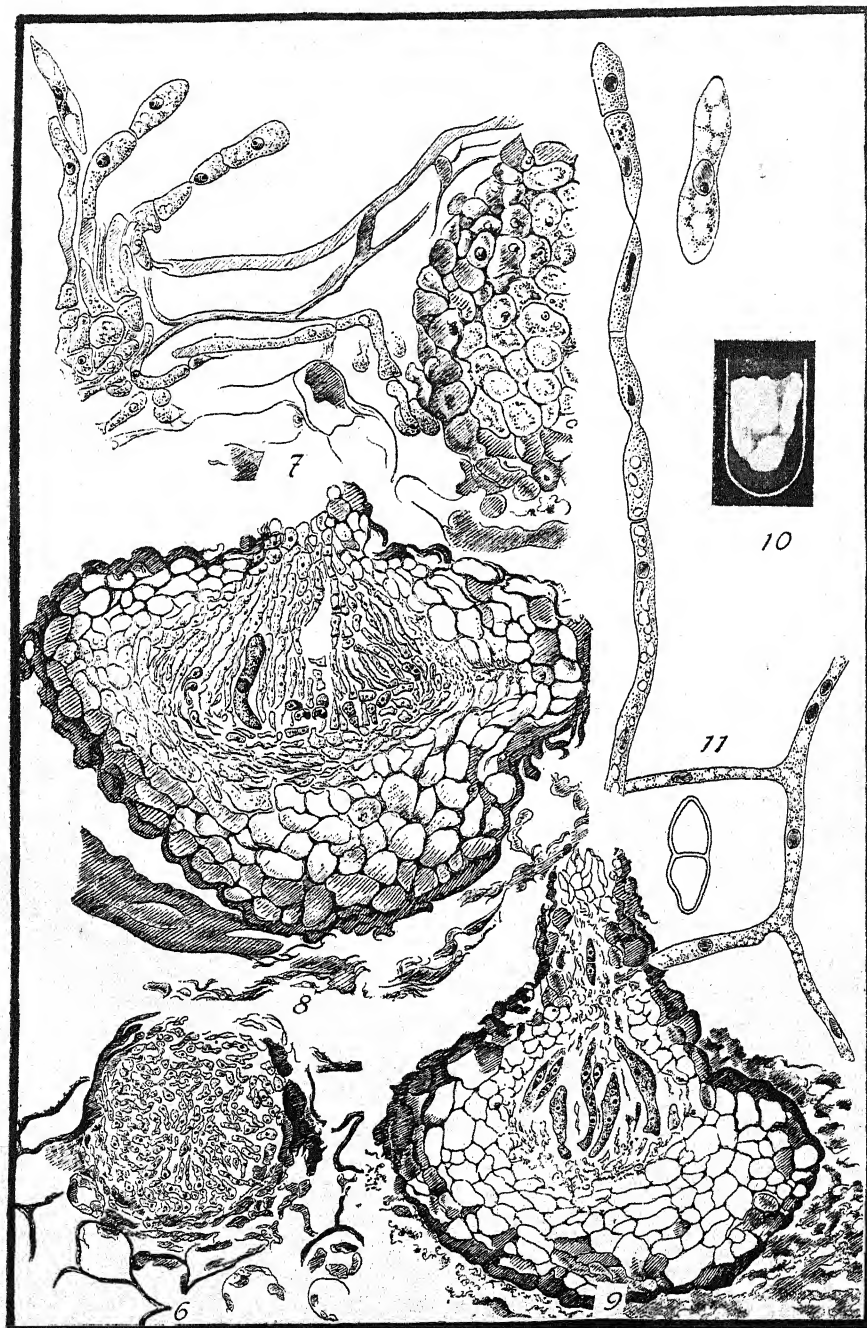


Fig. II. — *Ramularia Sambucina ebuli*. — 6, Pycnide ; 7, Sclérote et conidiophore ; 8-9, Périthèces (nature) ; 10, Culture en tube ; 11, Mycélium sur lame. (Gross. : 250, 560, 250, 250, 1, 560.)

pour en obtenir la maturation. Vers le mois de mai, j'ai constaté des changements intéressants.

La pointe des périthèces s'était effilée en bec, et les pro-asques avaient donné des asques mûrs.

Or, tous les asques ne mûrissent pas simultanément, comme le démontre la figure 9. On y trouve représenté des asques à l'état uninucléé, voisinant avec des asques ayant déjà projeté leurs ascospores. Celles-ci sont figurées à un plus fort grossissement (à droite, en haut) ; elles mesurent, dans mon matériel fixé 12 : 3 μ .

En ce qui concerne les cultures du *Ramularia Sambucina*, elles sont faciles à obtenir. Il suffit de prélever des conidies d'une feuille infectée et de les disposer sur un milieu approprié ; il se forme alors des petites colonies d'un blanc rosé. Au cours des repiquages, celles-ci s'agrandissent et constituent des duvets cotonneux plus étendus.

L'aspect du Champignon ne subit pas de changements notables par son transfert en milieu synthétique. Partout le mycélium végétatif domine (fig. 10) (culture sur gélose synthétique, renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de l'asparagine à 1 p. 100).

D'autre part, ni l'emploi de géloses à décoctions (de Carottes, Pommes de terre, Riz 1 p. 100, Maïs 1 p. 100), ni de tiges stérilisées, ni de milieux synthétiques (sucre 0,05 p. 100 + amidon 2 p. 100) n'ont stimulé le Champignon à produire des carpophores.

Une seule fois, en présence d'une gélose à glucose de 1 p. 100 et de KNO_3 à 0,1 p. 100, j'ai découvert des glomérules bruns de forme irrégulière.

Cultivé sur lames, le Champignon donne des conidies en grand nombre. Celles-ci naissent directement par constriction sur des hyphes libres (fig. 11). Elles sont caractérisées, comme dans la nature, par la présence, à leur intérieur, de gros noyaux.

Mes essais de culture ont été complétés par des expériences d'infection, qui, en même temps, ont démontré la pureté de mes cultures. J'ai fait les inoculations sur des pieds empotés de *Sambucus ebulus*, maintenus en serre. Leurs feuilles

venaient de s'épanouir. A ce moment, le 6 mars 1926, j'ai déposé des gouttelettes, renfermant une suspension de conidies, sur la face inférieure des limbes. Les premiers symptômes ont apparu vers le 20 avril. Aux endroits où avaient été déposées les conidies, j'ai noté la décoloration des plages, nettement circonscrites, jaunes au début et brunissant dans la suite. Comme aucun nouveau symptôme n'est venu s'ajouter pendant les semaines suivantes, je me suis demandé si réellement il s'agissait d'une infection. Mes doutes ont été dissipés par l'apparition des conidies typiques sur la face inférieure des taches.

De cette expérience il résulte qu'une période de deux mois peut s'écouler entre l'inoculation et l'apparition des conidies ; j'attribue ce fait à l'âge jeune des feuilles, qui m'ont servi de matériel ; car, dans une expérience du 6 avril, donc d'un mois plus tard, les premiers symptômes ont apparu dès le vingt-deuxième jour. Malgré tout, on peut dire que la période de latence du *Ramularia Sambucina ebuli* est plus longue que chez la plupart des autres *Ramularia*.

β. — *Ramularia Sambucina racemosi*.
(Fig. III.)

Voilà mes résultats concernant le *Ramularia Sambucina ebuli*. Pour ce qui est du parasite développé sur *Sambucus racemosa*, je l'ai rencontré pour la première fois sur un pied entouré de *Sambucus ebulus* gravement infectés. Ce pied contrastait, par la rareté de ses infections, avec les sureaux nains du voisinage et ne présentait qu'une seule tache foliaire ;

Cette observation m'a incité à reprendre l'étude du *Ramularia Sambucina*, en isolant le parasite du *Sambucus racemosa*. Ayant trouvé de nouvelles stations, peuplées exclusivement de cette espèce, je disposais d'un matériel complet, à l'abri d'une contamination provenant du *Sambucus ebulus*.

Des coupes, faites dans des feuilles infectées, m'ont montré quantité de conidiophores constitués de filaments conidifères grêles et bruns (fig. 1, Fig. III). J'ai retrouvé ces conidiophores dans les feuilles mortes infectées ; en même temps, il y avait

des sclérotés, analogues à ceux du *Ramularia Sambucina ebuli* (fig. 2).

Ces sclérotés sont les véritables organes d'hibernation du

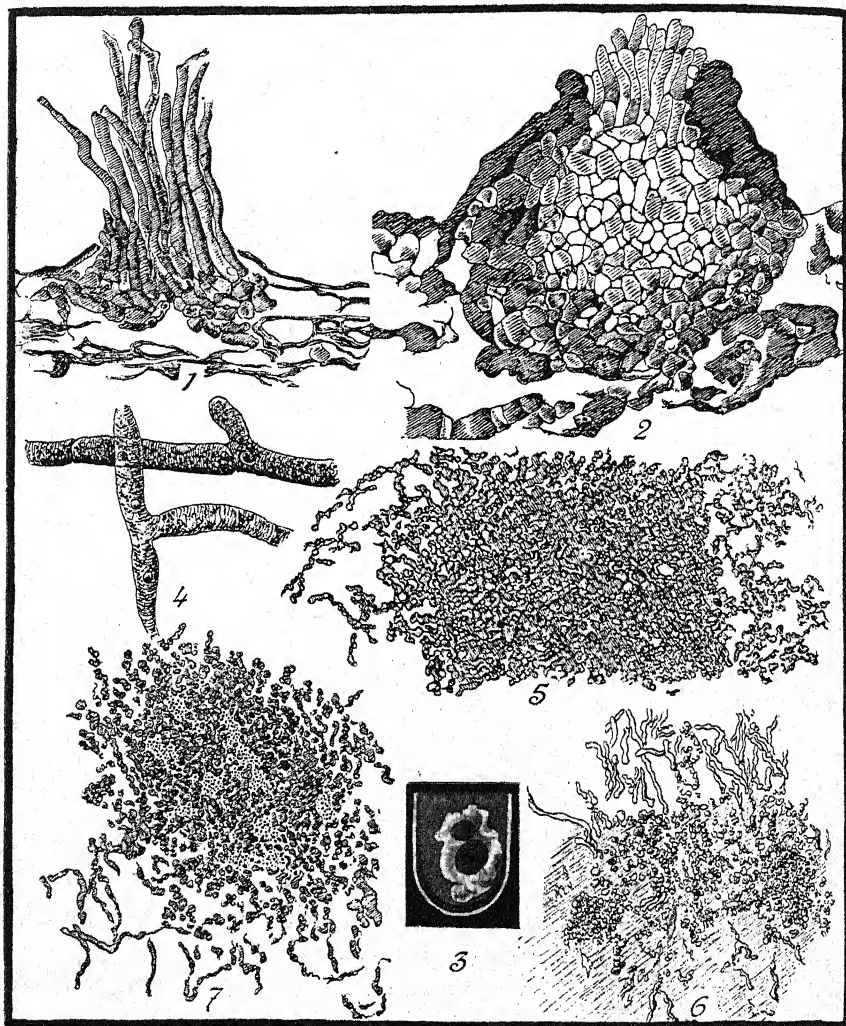


Fig. III. — *Ramularia Sambucina racemosi*. — 1, Conidiophore ; 2, Sclérote (nature) ; 3, Culture en tube ; 4, Mycélium sur lame ; 5-6, Plectenchyme et glomérules (cultures). (Gross. : 270, 500, 1, 600, 100, 100, 100.)

parasite. Dès le printemps, ils se garnissent de prolongements filamenteux que j'interprète comme filaments conidifères, par analogie à ce que j'ai pu constater chez d'autres espèces.

Le Champignon isolé du *Sambucus racemosa* ne se distingue pas essentiellement, en culture sur lame, de celui que j'ai trouvé sur *S. ebulus* ; cependant j'ai pu constater une production moins abondante de conidies.

Mais il présente des caractères distinctifs plus prononcés, lorsqu'on le cultive sur la série des milieux synthétiques. Les colonies sont caractérisées, à première vue, par la coloration grise, virant au noir, du mycélium intramatriciel et par la teinte cendrée du mycélium aérien (fig. 3) (1).

Au microscope, on distingue un pigment brun foncé, imprégnant les membranes, tout comme dans la nature (fig. 4).

Dans ces cultures, le mycélium se masse en plectenchyme, tantôt massif (par exemple, en présence de glucose à 1 p. 100 et d'asparagine à 0,1 p. 100, ou encore de glucose à 1 p. 100 et de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, 1 p. 100, fig. 5), tantôt lâche comme en présence de glucose à 1 p. 100 et de peptone à 0,1 p. 100 (fig. 6). Finalement, lorsqu'on remplace la peptone par du KNO_3 , il se masse en glomérules subsphériques, qui renferment à leur intérieur des spores bactériiformes (fig. 7).

En résumé, le *Ramularia Sambucina racemosi* cultivé se distingue du *Ramularia Sambucina ebuli* par la coloration foncée de son mycélium ; celui-là a, en outre, la tendance de se masser en plectenchyme ; ni chez l'un, ni chez l'autre les pycnides n'atteignent leur maturité, en milieu artificiel.

γ. — *Ramularia Sambucina nigri*.

(Fig. IV.)

Je passe enfin à la description du *Ramularia Sambucina nigri*. Les symptômes provoqués par ce Champignon ne présentent extérieurement aucune différence avec ceux que j'ai révélés chez les autres races. Par ses caractères morphologiques et culturels, cette race se rapproche beaucoup plus du *Ramularia Sambucina racemosi*.

Les plages infectées sont parcourues d'un mycélium à parois brunes, très typiques ; les conidiophores, constitués

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de l'asparagine à 1 p. 100.

de filaments courts, ressemblent à ceux du *Ramularia Sambucina ebuli*, mais s'en distinguent par la pigmentation brune des membranes (fig. 1, Fig. IV). Comme stade d'hibernation, j'ai découvert des pycnides à enveloppe très mince, remplies de pycnosporos courtes et ovales (fig. 2) (1).

Les cultures du parasite s'obtiennent sans difficulté à partir des conidies. A l'état adulte, elles présentent le même aspect et les mêmes caractères que celles isolées du *Sambucus racemosa* ; jeunes, elles sont plus claires.

La présence du pigment foncé dont s'imprègne le milieu de culture constitue un caractère commun aux deux races ; par le fait, elles se distinguent essentiellement du *Ramularia Sambucina ebuli*. Cette coloration se maintient, chez l'un et chez l'autre, même lorsqu'on cultive les Champignons à l'abri de la lumière.

L'action de la nutrition, en tant qu'azotée, ne modifie pas davantage l'aspect des colonies ; seule la concentration de la glucose l'influe en ce sens qu'elles prennent une teinte vert grisâtre en présence de glucose à 0,1 p. 100, vert foncé sur glucose à 1 p. 100.

Des coupes faites dans ces colonies m'ont montré que le Champignon produit plus volontiers des carpophores que les deux autres races. J'ai repéré des pycnides plus ou moins évoluées sur la plupart des milieux, — sauf en présence de KNO_3 . Leur différenciation était assez poussée sur gélose renfermant de la glucose et de l'asparagine à 1 p. 100. Dans le dessin 3 qui représente une pareille pycnide, on distingue une enveloppe englobant un plectenchyme sporigène constitué de filaments irrégulièrement variqueux, polynucléés, qui sont les cellules mères des spores ; ces filaments se fractionnent en une série d'articles uninucléés, générateurs de pycnosporos (fig. 4).

Cultivé sur lames, le Champignon y constitue un mycélium brun à l'état adulte, hyalin, tant que jeune, et qui ne se distingue en rien de celui du *Ramularia Sambucina*

(1) Ces pycnides pourraient correspondre à celles décrites par Desmazières sous le nom de *Phyllosticta Sambucina*, qui renferment des spores de 5 à 7 μ de longueur.

racemosi. Comme ce dernier, il ne produit pas de conidies (1).

Pour me rendre compte de la valeur taxonomique des trois races considérées, j'ai fait un relevé biométrique de la longueur des conidies (Fig. V).

Leur parenté ressort du fait que les courbes biométriques

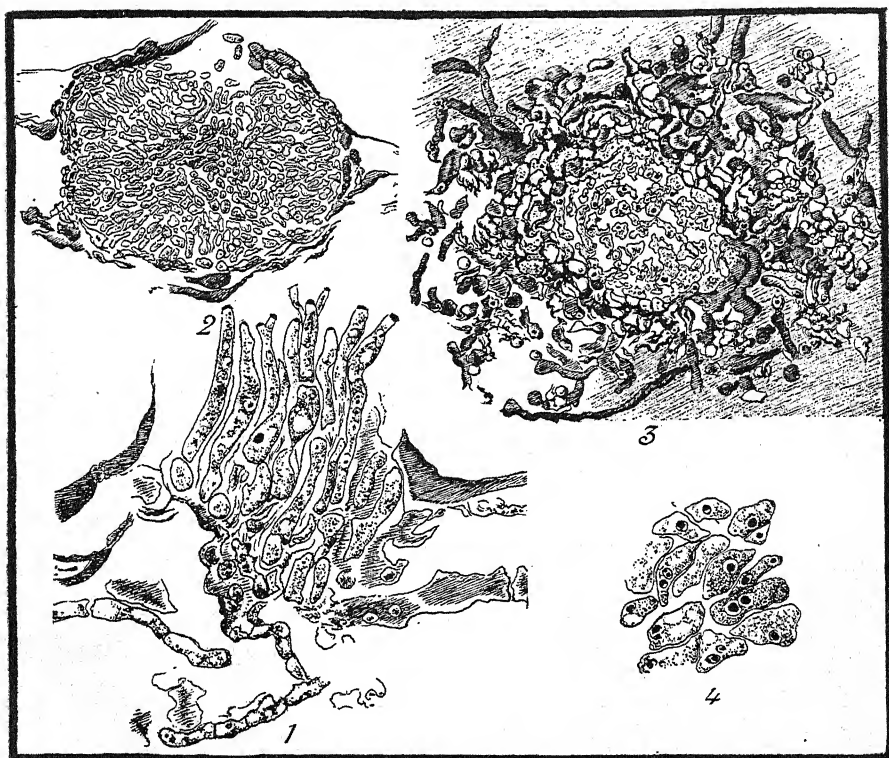


Fig. IV. — *Ramularia Sambucina nigri*. — 1, Conidiophore; 2, Pycnide (nature); 3, Pycnide; 4, Tissu sporigène (culture). (Gross.: 600, 490, 380, 1 300.)

sont plus ou moins superposées. Seule, la courbe du *Ramularia Sambucina ebuli*, moins étendue, est légèrement déplacée à droite (avec un minimum de 25 μ). Elle présente, comme celle du *R. S. racemosi*, quatre sommets principaux très élevés. Au contraire, le *R. S. nigri* possède une courbe plus aplatie. A part ces différences, j'ai constaté le fait que les

(1) Mes dernières observations à ce sujet semblent indiquer qu'il existe encore d'autres races distinctes sur le *Sambucus nigra*. J'y reviendrai à une prochaine occasion.

élevations se trouvent aux mêmes endroits pour le *R. S. racemosi* et le *R. S. ebuli*.

Des maxima du *R. S. nigri*, deux seulement correspondent à ceux du *R. S. ebuli*.

Mes cultures m'ont servi ensuite à des expériences d'infection sur *Sambucus racemosa* et *Sambucus nigra*; afin de compléter

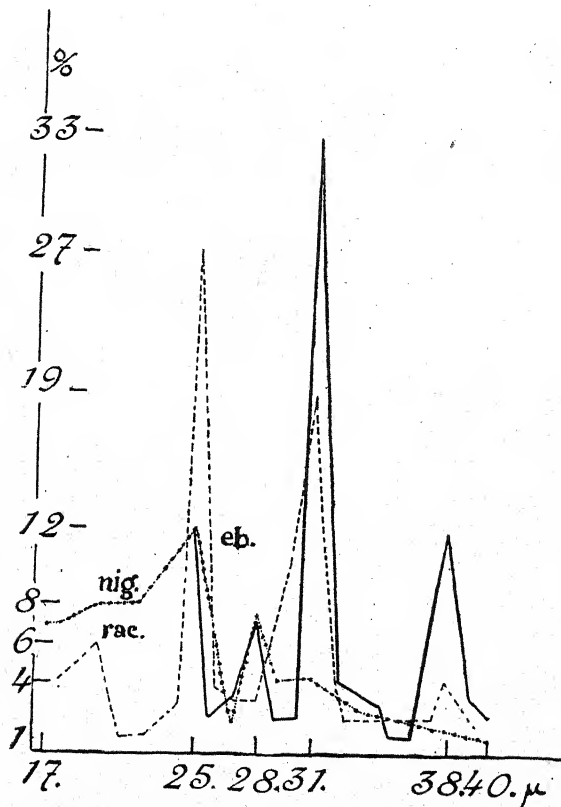


Fig. V. — Graphiques démontrant les rapports entre la longueur des conidies et leur pourcentage chez les *Ramularia Sambucina ebuli* (eb.), *racemosi* (rac.) et *nigri* (nig.).

mes inoculations intérieures sur *Sambucus ebulus*. Seuls les essais sur *Sambucus racemosa* ont eu le résultat voulu; les autres ont été détruits prématurément par des escargots. L'inoculation, faite en forêt humide, le 8 octobre 1927, avec des conidies du *Ramularia Sambucina nigri* et du *Ramularia Sambucina racemosi* déposées sur les deux faces du limbe, a abouti à l'apparition, le 20 octobre, de grandes plages nécrosées. Placées

en chambre humide, ces plages se sont couvertes, deux jours plus tard, d'efflorescences de conidies de forme typique.

Mes observations se sont arrêtées là par suite de la chute foliaire des pieds inoculés; elles démontrent, de toute façon, que le *Sambucus racemosa* peut être infecté non seulement par le *Ramularia Sambucina racemosi*, mais aussi

par le *Ramularia Sambucina nigri*. L'inoculation est possible même sur des feuilles adultes, sur le point de tomber.

Voilà mes résultats, relatifs au *Ramularia Sambucina*. Les renseignements qu'on possède à son sujet sont très limités ; j'ai trouvé une seule note de PETRAK, intéressante par le fait qu'elle confirme entièrement quelques-unes de mes observations.

Cet auteur, ayant hiberné des feuilles de *Sambucus ebulus*, infectées par le parasite, a découvert, à l'intérieur des débris décomposés, des ébauches de périthèces. Sur leurs ostioles ont buissonné, au printemps, des duvets blancs avec des conidies voisines de celles du *Ramularia Sambucina* ; il les considère comme appartenant à un parasite ; je ne doute pas, pour ma part, qu'il ne s'agisse de filaments conidifères.

A côté des sclérotés, PETRAK signale aussi des périthèces mûrs qui présentent tous les caractères d'un *Mycosphærella* ; il l'appelle *Mycosphærella ebulina*. Ces observations corroborent ma thèse, suivant laquelle le *Mycosphærella* entre dans le cycle évolutif du *Ramularia Sambucina*. Si la preuve définitive reste encore à établir par la culture des ascospores, il y a peu de chance qu'un même organisme étranger soit venu troubler les résultats de deux observateurs différents.

PETRAK signale enfin, dans son matériel hiberné, un *Phyllosticta* qu'il n'a pu déterminer exactement. Il s'agit vraisemblablement du *Phyllosticta Sambuci* Desm., dont SACCARDO donne la diagnose dans son *Sylloge fungorum* (t. III, p. 9). Comme, d'une part, j'ai trouvé des pycnides plus ou moins évoluées à côté des conidiophores du *Ramularia Sambucina*, et comme, de l'autre, mes cultures démontrent la connexion, des deux organes, j'en conclus que le Champignon décrit sous le nom de *Phyllosticta Sambucina* entre dans le cycle évolutif du *Ramularia Sambucina*.

De ce qui précède, il s'ensuit que le *Ramularia Sambucina* est dissocié en trois races, distinctes par leurs caractères morphologiques et cultureux. Or, de pareilles races, correspondant à des hôtes différents, ne sont pas inconnues chez d'autres espèces de *Ramularia*.

2. — *Ramularia Geranii*.

Je signalerai tout d'abord celles que j'ai pu observer sur le *Ramularia Geranii*. L'étude détaillée ayant été publiée ailleurs (1923), je résumerai brièvement mes principales observations.

α - γ . — *Ramularia Geranii pusilli*, *pyrenaici*, *silvatici*.

Ce parasite infecte, selon RABENHORST, plusieurs espèces de *Geranium*, tels que *collinum*, *columbinum*, *dissectum*, *lividum*, *lucidum*, *molle*, *palustre*, *Phæum*, *pratense*, *pusillum*, *pusillum* \times *pyrenaicum*, *rotundifolium*, *pyrenaicum*, *sanguineum silvaticum*, puis *Erodium cicutarium*. Je l'ai repéré moi-même sur le *Geranium pusillum*, *pyrenaicum* et *silvaticum*, puis tout récemment sur *Geranium Phæum*. La différenciation de ces quatre races résulte, d'une part, de mes essais d'infection, d'autre part, de mes cultures en milieux artificiels.

L'infection du *Geranium pyrenaicum* par des spores provenant des feuilles malades de cette même espèce aboutit, après dix-sept jours, à l'apparition des premiers symptômes visibles. Seule l'inoculation de la face inférieure du limbe est efficace, jamais celle de la face supérieure. La réussite dépend aussi de l'âge de la plante, puis des conditions météorologiques pendant la période de latence : lorsque la température de l'air est plus élevée et que la sécheresse est plus grande, les différents symptômes s'échelonnent sur une période plus longue, exactement comme je viens de le constater pour le *Ramularia Sambucina*.

J'ai fait, avec le même matériel des infections sur d'autres espèces, telles que *Geranium rotundifolium*, *molle*, *pusillum*, *columbinum*, *sanguineum*, *macrorrhizum silvaticum*, *pratense* et *Robertianum*, puis sur *Erodium cicutarium*, *Pelargonium zonale* et *P. hederæfolium*. J'ai obtenu, à plusieurs reprises, des résultats sur *Geranium molle*, une seule fois sur *Geranium rotundifolium* et *Erodium cicutarium* ; mais toujours les infections étaient particulièrement abondantes sur *Geranium*

pyrenaicum. J'en conclus que *Ramularia Geranii pyrenaici* offre un degré faible de spécialisation ; l'hypothèse est appuyée par l'observation suivant laquelle, dans la nature, des plants de *Geranium rotundifolium*, entourés de *Geranium pyrenaicum* gravement atteints, demeurent absolument indemnes, de même que des *Geranium molle* au milieu de *Geranium pusillum* malades.

D'autres caractères distinctifs entre *Ramularia G. pusilli*, *pyrenaici* et *silvatici*, se présentent en milieux artificiels ; ces caractères sont plus ou moins prononcés, suivant la nature de ces milieux. Peu distinctes les unes des autres sur agar de malt, les colonies des trois races adoptent des caractères différentiels très nets, lorsqu'on mélange l'agar de malt à l'agar de salep. Les *Ramularia Geranii pusilli* et *pyrenaici* y constituent des colonies grises bien distinctes des colonies roses du *silvatici*. Cette teinte rose est due à l'abondance des conidies ; la teinte grise indique, au contraire, la prédominance du mycélium végétatif.

Les différences s'accroissent davantage en milieux synthétiques. Outre les substances indiquées précédemment, je me suis servi, comme hydrates de carbone, de lévulose, galactose et de l'arabinose, comme matière azotée encore de l'urée. Ayant cultivé les races du *Ramularia Geranii* sur un grand nombre de milieux synthétiques, j'ai obtenu les résultats suivants :

1° Les trois races, quoique spécifiquement distinctes, réagissent de la même façon envers les variations de la source azotée. Le développement des colonies est particulièrement vigoureux sur peptone, un peu moindre sur asparagine et sur urée. Il diminue encore sur les sels d'ammonium et atteint son minimum sur nitrate de potassium. L'influence de la source de carbone est moins prononcée que celle de l'azote qui exerce une action nette sur la morphologie du Champignon.

2° Par des modifications du milieu de culture, on peut ensuite ou bien augmenter les caractères distinctifs des trois races considérées, ou bien, au contraire, en diminuer l'importance.

Voici leurs différences :

Le *Ramularia Geranii silvatici* se distingue des deux autres races par sa croissance plus lente ; au bout de trois semaines, son développement s'arrête complètement. Les colonies sont typiques par leur surface glabre et leur teinte rose. Elles renferment parfois des sclérotas à peine visibles à l'œil, qui manquent aux deux autres Champignons. Le milieu de culture prend lui-même une pigmentation noire.

Les colonies du *R. Geranii pyrenaici* sont glabres et roses, au début ; elles ressemblent alors à celles du *silvatici* ; plus tard, elles deviennent blanches et cotonneuses, à bords effacés.

Les colonies du *R. Geranii pusilli*, cotonneuses et à bords effacés dès le début, présentent beaucoup de ressemblances avec celles du *R. Geranii pyrenaici*. Elles s'en distinguent par leur teinte grise. Contrairement au *R. G. pyrenaici*, ce Champignon communique à l'agar une coloration noire, plus foncée que chez le *R. G. silvatici*.

Parmi les trois Champignons, le *R. Geranii pusilli* et le *R. G. silvatici* constituent les deux extrêmes entre lesquels se place le *R. G. pyrenaici*. Ce dernier se rapproche plus du *pusilli*, lorsqu'on le cultive sur agar à peptone 0,1 p. 100 + glucose 1 p. 100. Dans ces conditions, ils forment, l'un et l'autre, des colonies grisâtres et cotonneuses ; au contraire, sur gélose à asparagine 1 p. 100 + glucose 1 p. 100, le *R. G. pyrenaici* se rapproche beaucoup plus du *R. G. silvatici*.

Aux caractères culturels s'ajoutent les caractères microscopiques qui différencient les trois Champignons, et en milieux artificiels et dans la nature. Chez le *R. G. pusilli* prime la croissance en longueur du mycélium, d'où la consistance cotonneuse des colonies ; chez le *R. G. pyrenaici*, au contraire, on observe une ramification et une sporulation abondante au début, après quoi l'allongement des hyphes prend le dessus ; finalement, chez le *R. G. silvatici*, la production de conidies et de microconidies est abondante dès le début ; elle ne s'arrête pas avant l'épuisement de la colonie.

Aux caractères distinctifs en milieu artificiel s'ajoutent ceux que m'a révélés l'étude microscopique des parasites dans

leur milieu naturel. J'ai constaté que les conidiophores du *R. G. silvatici* sont plus consistants que chez les deux autres races.

D'autres différences résultent de l'étude biométrique des conidies. Le graphique, établissant le rapport entre la longueur des conidies et leur pourcentage, est très différent pour le *R. G. silvatici*, d'une part, et le *R. G. pyrenaici* et *pusilli*, de l'autre. Ce résultat s'explique par le fait que les conidies sont plus grandes chez le premier que chez les deux autres. La forme de la courbe met en relief leur fractionnement en microconidies chez le *R. G. silvatici*. Le graphique du *R. G. pyrenaici* présente des différences légères avec celui du *pusilli*.

Le *R. G. silvatici* se distingue finalement des deux autres Champignons par sa production de sclérotés et en milieu artificiel et en milieu naturel. Ces organes sont stimulés par la présence d'asparagine ou de KNO_3 ; au contraire, sur peptone et sur sels ammoniacaux, ils se réduisent à des amas irréguliers d'hyphes brunes. On trouve d'ailleurs leurs rudiments chez *R. G. pyrenaici*, mais elles manquent complètement chez *R. G. pusilli*.

Leur avortement s'explique par leur nature d'organes rudimentaires; en effet, ils demeurent inutiles chez ces deux espèces, qui produisent, pendant tout l'hiver, des conidies sur les feuilles vertes de leur hôte. Au contraire, chez le *Geranium silvaticum*, la disparition de ses feuilles, pendant la mauvaise saison, rend nécessaire la présence de sclérotés, pour assurer l'hibernation du parasite. Ces sclérotés du *Ramularia Geranii silvatici* représentent à leur tour des organes avortés. Je les ai assimilés à des périthèces, par analogie à ce que j'ai pu trouver chez d'autres espèces.

δ. — *Ramularia Geranii Phæi* Massal.

(Fig. VI.)

J'ai fait, tout récemment, des observations sur un *Ramularia* parasite du *Geranium Phæum*, *Ramularia Geranii Phæi*. Ce Champignon accompagne partout son hôte; à

Pralognan, en Savoie, où je l'ai étudié, rarement un pied de *Geranium Phæum* en était indemne.

Les premiers symptômes de la maladie se manifestent par l'apparition de taches jaunes, transparentes, à contours irréguliers, qui tranchent sur le fond vert du limbe. A mesure qu'elles s'agrandissent, leur centre se dessèche et prend une teinte brun rosé ; puis elles dépérissent et entraînent la mort du limbe, lorsqu'elles sont nombreuses. Finalement, la face inférieure des plages envahies se couvre d'un duvet de conidies. Bref, les symptômes de la maladie correspondent tout à fait à ce que j'ai signalé pour le *Ramularia Geranii silvatici*.

Des coupes, faites dans des plages d'infection récente, nous montrent des conidiophores du parasite. Ceux-ci sont constitués de nombreux filaments bruns, non ramifiés et massés en faisceaux (fig. 1, Fig. VI). Chaque filament produit, à son sommet, une seule conidie, très variable comme dimensions (fig. 2).

Dans les feuilles mortes, succombées à la maladie, on trouve deux espèces d'organes d'hibernation. Les uns sont des sclérotés non différenciés, globuleux (fig. 3) ; les autres, au contraire, sont piriformes et présentent, à leur surface, une enveloppe brune et, à leur intérieur, un plectenchyme incolore, sans la moindre trace d'un ascogone (fig. 4). Il ne peut, par conséquent, pas s'agir de périthèces.

J'ai trouvé finalement, dès le début de l'hiver, dans les feuilles hibernées, ces mêmes organes évolués en pycnides mûres. Les pycnosporos étaient cylindriques et bactériiformes (fig. 5). Tous mes efforts pour les conserver jusqu'au printemps ont été vains, vu que les feuilles du *Geranium Phæum* semblent particulièrement sujettes à l'action destructrice des insectes et des microorganismes ; il n'en subsistait plus la moindre trace dès le mois de décembre.

En ce qui concerne les cultures conidigènes du *Ramularia Geranii Phæi*, elles se présentent sous forme de touffes roses, cotonneuses, en général (fig. 6, culture en milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 et de la peptone à 0,1 p. 100).

En présence d'asparagine, leur surface devient glabre et

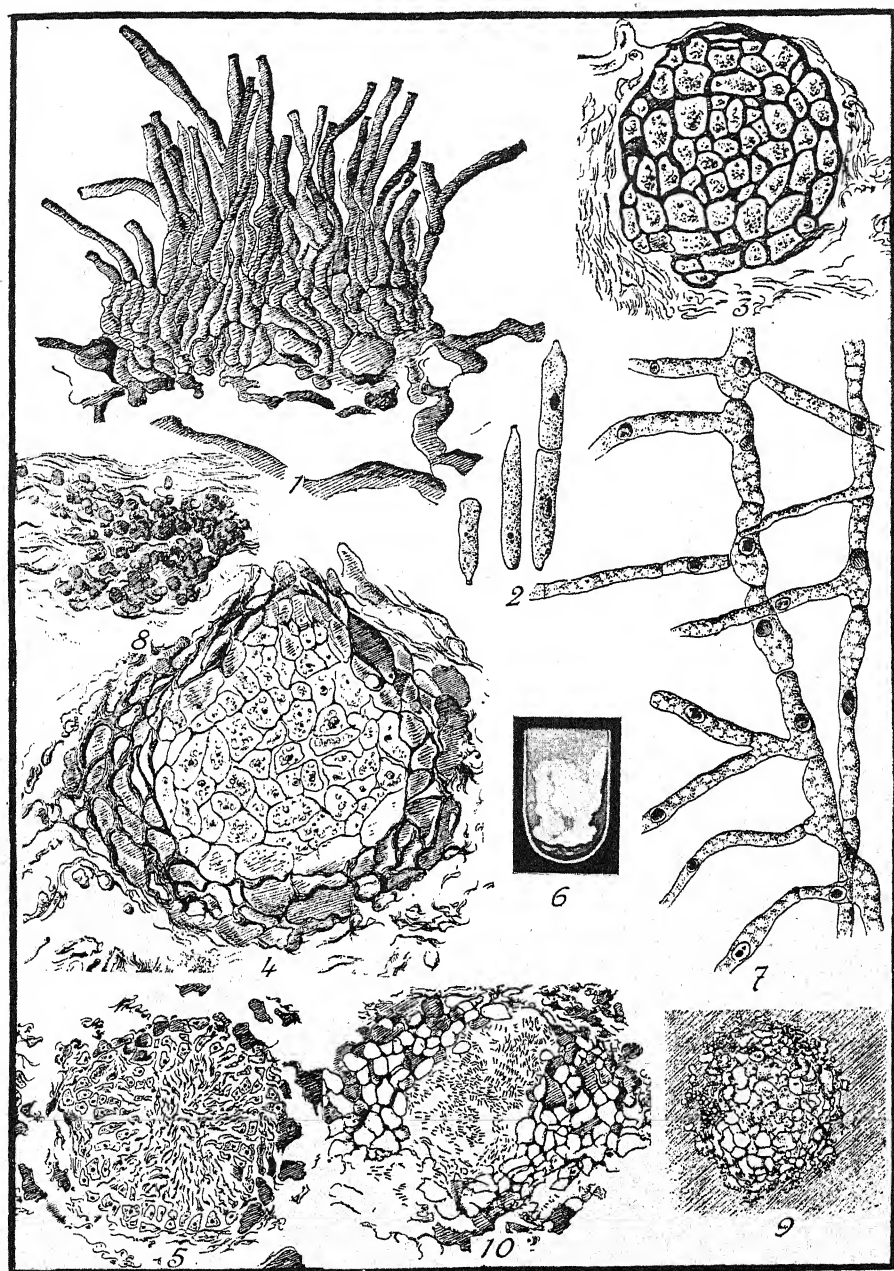


Fig. VI. — *Ramularia Geranii Phæi*. — 1, Conidiophore; 2, Conidies; 3-4, Sclérotés; 5, Pycnides (nature); 6, Culture en tube; 7, Mycélium sur lame; 8-10, Sclérotés et pycnide (culture). (r. ross. : 600, 600, 600, 600, 600, 600, 1, 600, 170, 170, 170.)

prend une teinte rose ou grise. Cultivé sur lames, le Champignon constitue un mycélium abondamment ramifié et cloisonné, renfermant de gros noyaux dans un protoplasme spongieux (fig. 7). Il a, sur presque tous les milieux, une tendance très prononcée à former des *sclérotés*. Leur configuration est en rapport étroit avec leur nutrition. Ils se présentent sous forme de glomérules irréguliers, sur milieux pauvres, par exemple, en présence de glucose 0,1 p. 100 + $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$ 0,1 p. 100 (fig. 8). Sur milieux plus riches, lorsque, par exemple, on remplace le $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$ par de la peptone ou de l'asparagine, les contours des *sclérotés* deviennent sub-sphériques ; mais leur structure reste inaltérable (fig. 9).

Finalement, en augmentant à 1 p. 100 la glucose avec la même dose de peptone, il se dessine, à leur intérieur, un tissu sporigène qui évolue en spores bactériiformes (fig. 10). L'emploi du milieu Sabouraud ou de différents milieux à décoctions n'a pas sensiblement modifié l'aspect de ces carpophores.

Mes cultures m'ont servi, dans la suite, pour des essais d'infection. Les expériences ont été faites, en mars et en avril, sur des pieds empotés de *Geranium Phæum* ; elles ont toujours abouti au succès voulu. Après une période de latence de deux ou trois semaines, ont apparu les premiers symptômes de la maladie, qui a évolué comme dans la nature. Insuccès complet, lorsque j'essayais d'inoculer le Champignon sur *Geranium silvaticum*.

En résumé, mes observations concernant le *Ramularia Geranii Phæi* démontrent que le Champignon, par ses caractères morphologiques et biologiques, se rapproche sensiblement du *Ramularia Geranii silvatici*. L'un et l'autre produisent des conidiophores bruns, massifs, et des *sclérotés* précoces et nombreux, hibernant les parasites sur les feuilles caduques.

Reste à savoir si les caractères distinctifs, en particulier les dimensions des conidies, suffisent pour maintenir la séparation des deux espèces. MASSALONGO en souligne l'importance ; au contraire TRAVERSO, qui insiste sur la variabilité considérable des conidies dans le *Ramularia Geranii*, est

d'avis différent. Pour trancher la question, j'ai mesuré la longueur de cent conidies du *Ramularia Geranii Phæi*, et

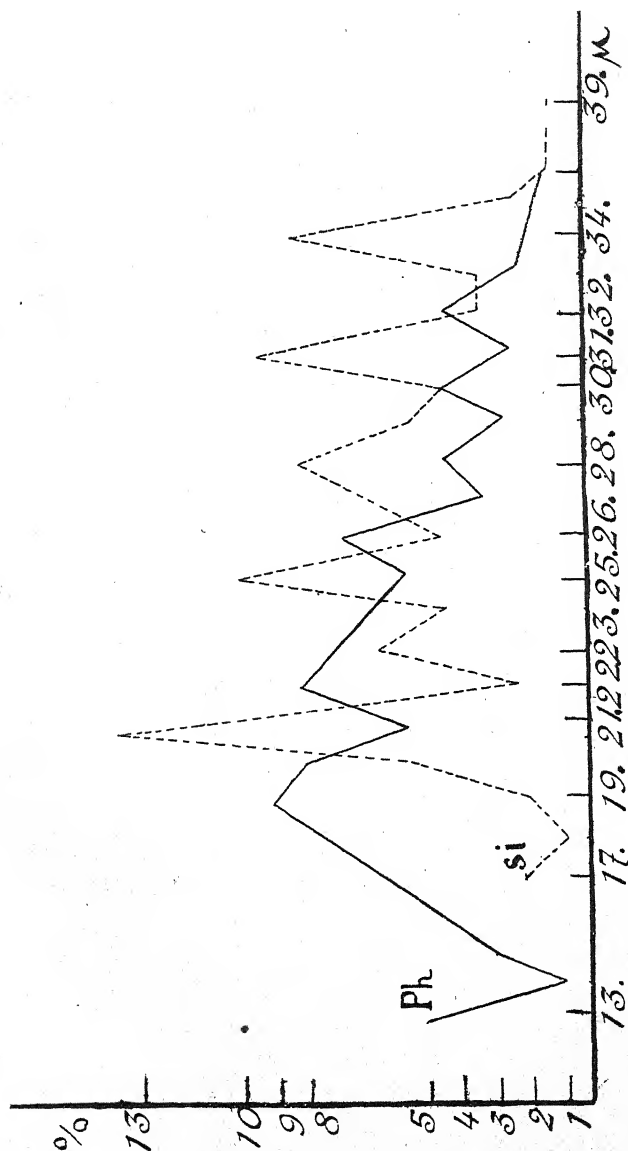


Fig. VII. — Graphiques démontrant le rapport entre la longueur des conidies et leur pourcentage chez le *Ramularia Geranii Phæi* (Ph.) et le *Ramularia Geranii silvaticum* (si).

j'ai porté ces valeurs en abscisse, leur pourcentage en ordonnée.

Par ces procédés, j'ai obtenu les résultats suivants : la courbe biométrique du *Ramularia Geranii Phæi* offre une

certaine ressemblance avec celle du *Ramularia Geranii silvatici*, quant à son extension et quant à la présence de plusieurs sommets qui s'abaissent progressivement vers la droite (Fig. VII).

Les deux courbes se distinguent par les caractères suivants : 1^o chez le *R. G. Phæi*, le minimum de longueur des conidies est de 13 μ , chez l'autre de 17 ; 2^o les sommets des courbes biométriques du *R. G. Phæi* sont déplacés à gauche par rapport à ceux du *R. G. silvatici* ; 3^o ces sommets sont moins élevés chez le *R. G. Phæi*.

D'autre part, ces deux races considérées se distinguent à la fois de celles du *R. G. pyrenaici* et du *R. G. pusilli*. Il est particulièrement intéressant de constater que ces deux Champignons présentent entre eux des ressemblances biologiques frappantes (Voir ma publication de 1924). La même remarque s'applique, aussi au *R. G. silvatici* et au *R. G. Phæi*.

De toute façon, en ce qui concerne sa valeur taxonomique, la courbe biométrique des conidies me semble offrir plus d'intérêt que les caractères pathogènes sur lesquels insiste TRAVERSO. Cet auteur trouve que les taches foliaires chez les *Geranium* à petites feuilles sont confinées au sommet des limbes ; au contraire, chez les espèces à grandes feuilles, elles sont disséminées sur toute la surface ; mais il ajoute que tous les stades de transition sont réalisés entre ces deux modalités.

D'autre part, les résultats de mes expériences d'infection, faites avec *Ramularia Geranii Phæi* et sur *Geranium silvaticum* et sur *Geranium Phæum* sont irrécusables.

Tous ces faits démontrent, en résumé, qu'il faut ajouter le *Ramularia Geranii Phæi* comme quatrième race à celles que je viens de décrire.

Si l'on veut constituer en espèce le *Ramularia Geranii Phæi*, il faudrait en faire tout autant pour les trois races considérées. La question serait à discuter.

3. — *Ramularia acris* Lind. (Fig. VIII.)

Un autre groupe intéressant de *Ramularia* a été trouvé sur différentes espèces de *Renoncles*. Mon attention y fut attirée en première ligne par un parasite de *Ranunculus repens*, dont l'étude est encore inachevée.

Puis, j'ai récolté une espèce voisine sur *Ranunculus acer*. Ses caractères correspondaient le mieux à la diagnose de *Ramularia acris* Lind. Pour la détermination, je me suis basé principalement sur la forme et les dimensions des conidies. Néanmoins, les différences de l'espèce considérée avec *Ramularia æquivoca*, parasitant également *Ranunculus acris*, ne sont pas très nettes. Quant aux autres caractères, tels que la forme et la couleur des taches foliaires, résultant de l'infection, puis la structure des conidies (nombre des cloisons et des gouttes d'huile), ils ne peuvent nous fournir de bon critérium spécifique.

Les symptômes de la maladie se manifestent par l'apparition de taches rouge brunâtre sur la face supérieure des limbes. Circulaires au début, elles s'étendent rapidement sur tout l'espace intracostal et présentent alors des contours anguleux. Finalement les plages envahies se fusionnent, et le limbe prend une teinte brun noirâtre uniforme.

L'étude microscopique des taches jeunes m'a montré des quantités de filaments mycéliens, parcourant les tissus. Ces hyphes tuent les cellules envahies en les perçant de leurs suçoirs (fig. 1, Fig. VIII). En même temps, il détruit les chloroplastides, d'où la décoloration jaune des plages infectées.

Finalement le parasite rompt les parois épidermiques, sans profiter des stomates, comme l'a trouvé VOGLINO pour le *Ramularia æquivoca* ; il constitue un faisceau de filaments conidifères non ramifiés produisant des conidies plutôt cylindriques (fig. 2). Dans les tissus dégénérés, les hyphes peuvent se masser en pelotons, situés à l'intérieur des cellules épidermiques (fig. 3).

Les ébauches, ainsi constituées, s'entourent d'une enve-

loppe brune (fig. 4) et évoluent en pycnides. Elles peuvent aussi devenir massives et constituer des sclérotés qui prévalent dans les feuilles hibernées (fig. 5).

Cultivé en tubes, le *Ramularia acris* produit généralement un mycélium épais, cotonneux, blanc ou rose (fig. 6) (1), qui, en présence de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, se transforme en croûte brunâtre ou rosée. Sur milieux à décoctions, l'aspect des colonies reste sensiblement le même.

Cultivé sur lames, le Champignon donne un mycélium grêle, incolore. Ses extrémités fines peuvent se fractionner en conidies, disposées en chaînes (fig. 7), exactement comme l'a déjà figuré VOGLINO pour le *Ramularia æquivoca*.

Ces conidies se retrouvent dans les cultures en tubes, mais on observe en même temps, à l'intérieur de la gélose, des carpophores globuleux correspondant aux pycnides. Ils manquent exclusivement en présence de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$. Ailleurs, leur structure est plus ou moins évoluée, suivant la composition des milieux.

Les pycnides se rapprochent le plus de l'état normal en présence d'asparagine à 0,1 p. 100 additionnée de glucose à 1 p. 100. Sur ce milieu, on peut suivre leur évolution, pas à pas.

Les ébauches se trouvent en dessous d'une couverture d'hyphes à disposition radiale et se présentent sous forme de pelotons mycéliens constitués de cellules à contenu protoplasmique épais. Entourées d'une enveloppe brune, régulière, les cellules sporigènes se fractionnent en spores bactériiformes (fig. 8).

Je n'ai pu retrouver les mêmes organes sur les autres milieux ; seules les géloses à base de peptone offrent de nombreux carpophores, caractérisés par la présence d'une épaisse membrane brune et d'un tissu sporigène de forme normale (par exemple avec glucose à 1 p. 100 et peptone à 0,1 p. 100) (fig. 9). Lorsqu'on décuple la teneur en peptone, le tissu sporigène perd sa forme régulière ; il est constitué, à ce moment, de cellules irrégulièrement variqueuses (fig. 10).

(1) Culture en milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,12 et de la peptone à 1 p. 100.

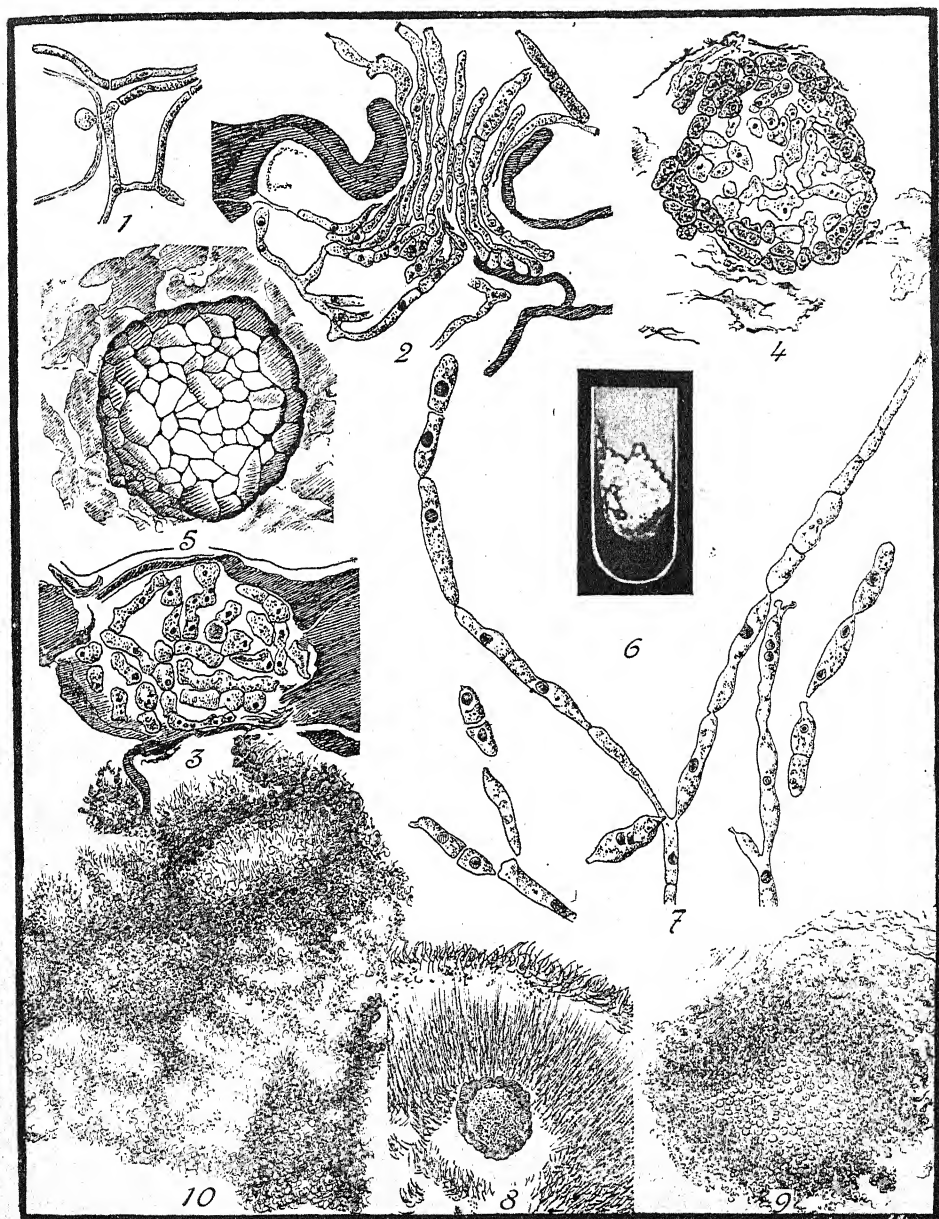


Fig. VIII. — *Ramularia acris*. — 1, Mycélium ; 2, Conidiophore ; 3-4, Développement des pycnides ; 5, Sclérote ; 6, Culture en tube ; 7, Mycélium et conidies sur lame ; 8-10, Pycnides (cultures). (Gross. : 80, 600, 600, 600, 480, 1, 600, 75, 75, 75.)

Quant aux milieux à décoctions, ils ne sont pas préférables aux milieux synthétiques. J'ai trouvé des pycnides de forme régulière et renfermant un tissu sporigène en bon état, exclusivement sur agar de malt, mélangé de deux parties d'agar de salep.

Mes cultures ont été le point de départ pour mes expériences d'infection ; les inoculations des conidies réussissent sur les feuilles de *Ranunculus acer*, mais aussi sur celles de *Ranunculus repens*. Après deux semaines apparaissent des taches jaunes qui brunissent régulièrement et qui donnent finalement les conidies typiques.

Somme toute, mes recherches corroborent certaines observations, faites par VOGLINO sur *Ramularia æquivoca*. Cet auteur signale, ensuite, à l'intérieur de la feuille hibernée, une forme ascosporee qu'il rapproche du *Stigmatella Ranunculacearum* Fries. Sa connexion avec le *Ramularia æquivoca*, difficile à établir, ressortirait de la production de périthèces que VOGLINO prétend avoir observés en milieu artificiel. Étant donné le manque absolu de toute description détaillée et de dessins, à l'appui de cette importante découverte, je la considère avec la plus grande méfiance.

4. — *Ramularia æquivoca*.

(Fig. IX.)

Une espèce différente a été récoltée sur *Ranunculus auricomus*. La présence du parasite se manifeste par l'apparition, sur les feuilles basilaires du *Ranunculus auricomus*, de taches brun foncé. Ces taches s'étendent rapidement sur la majeure partie du limbe, qui se flétrit et se dessèche prématurément ; les feuilles se couvrent ensuite, sur leurs deux faces, d'efflorescences blanches ; au contraire, sur les limbes attaqués partiellement, les efflorescences restent localisées sur la face inférieure.

L'étude microscopique nous révèle, dans les plages mortes, la présence de conidiophores, presque identiques à ceux du *Ramularia acris* (fig. 1, Fig. IX). Dans les feuilles mortes, conservées pendant plus d'un an, j'ai repéré de très nombreux sclé-

rotes, remplissant entièrement les tissus décomposés (fig. 2).

Les cultures sur lames sont identiques à celles du *Ramu-*

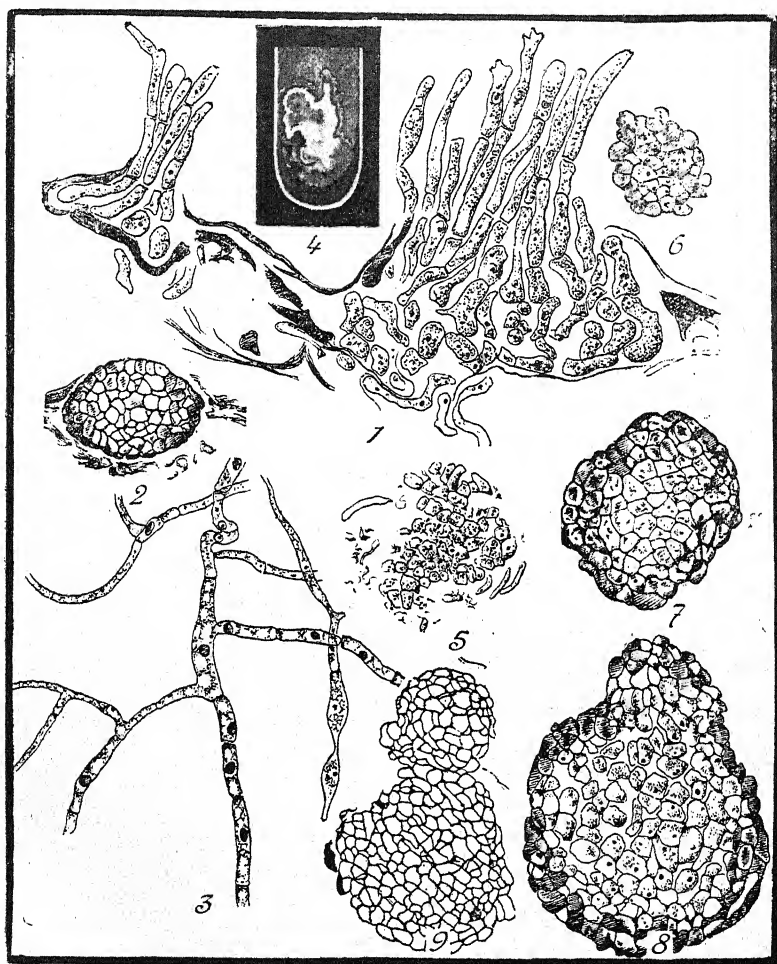


Fig. IX. — *Ramularia æquivoca*. — 1, Conidiophore ; 2, Sclérote (nature) ; 3, Mycélium sur lame ; 4, Culture en tube ; 5-9, Glomérules et Sclérotés (cultures). (Gross. : 780, 170, 780, 1, 170, 170, 170, 170.)

laria acris (fig. 3) et donnent également de nombreuses conidies.

La même remarque s'applique aux cultures en tube, caractérisées par la production abondante d'un pigment noir qui imprègne la gélose (fig. 4) (culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et de la peptone à

1 p. 100). D'autre part, le Champignon présente, en milieu artificiel, la même tendance, très prononcée, de constituer des sclérotés, tout comme dans la nature. Réduits à l'état d'ébauches, en présence de $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$ (fig. 5) (1), ils sont tantôt à contours irréguliers (fig. 6) (2), tantôt régulièrement arrondis (fig. 7) (3) et à enveloppe différenciée. En présence de glucose à 1 p. 100 additionnée d'asparagine à 0,1 p. 100, on observe une certaine différenciation du tissu sporigène (fig. 8). Au contraire, en présence de glucose à 0,1 p. 100 et d'asparagine à 1 p. 100, les carpophores sont réduits à de simples glomérules non différenciés. Enfin sur le milieu *Sabouraud*, les colonies constituent des croûtes cérébroïdes noires, entièrement stériles.

Mes cultures ont été le point de départ de mes expériences d'infection. L'inoculation des conidies sur les feuilles basales du *Ranunculus auricomus* (10 avril) a été suivie des premiers symptômes le 4 mai, sous forme de grandes taches noir foncé. Plus tard apparurent de nombreuses conidies typiques. D'autres feuilles, inoculées avec des conidies du *Ramularia repentis*, sont restées indemnes. Par contre, des infections témoins, faites avec *Ramularia repentis* sur *Ranunculus repens*, ont eu comme résultat l'apparition de taches jaunes, qui, successivement, du bord vers l'intérieur, ont bruni et se sont desséchées ensuite.

5. — *Ramularia Ranunculi flabellati* (4).

(Fig. X.)

Une troisième espèce de *Ramularia*, appartenant au même groupe, a été trouvée en Algérie sur *Ranunculus flabellatus*. Rien de particulier à signaler, ni pour ses caractères pathogènes, ni pour ses caractères morphologiques.

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et du $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$ à 1 p. 100.

(2) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et du KNO_3 à 0,1 p. 100.

(3) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de la peptone à 1 p. 100.

(4) Aucun *Ramularia* n'étant signalé sur *Ranunculus flabellatus*, je donne ce nom provisoire au Champignon, sans vouloir constituer une nouvelle espèce.



Fig. X. — *Ramularia Ranunculi flabellati*. — 1-2, Conidiophores ; 3, Mycélium (nature) ; 4, Culture en tube ; 5, Mycélium sur lame ; 6-7, Sclérotés (en culture) ; 8, Sclérote à spores bactériennes (en culture). (Gross. : 975, 975, 970, 1, 1700, 475, 475, 475.)

Les conidiophores (représentés par la figure 1, Fig. X) prennent une teinte brune, après la chute des conidies (fig. 2) ; les filaments conidifères disparaissent, et il en subsiste exclusivement le plectenchyme basal ; de ce plectenchyme le mycélium s'étend de plus en plus à l'intérieur des tissus, qu'il momifie entièrement (fig. 3).

Les cultures de cette espèce se distinguent à première vue de celles des autres *Ramularia* isolés de *Renoncules* par leur aspect extérieur. Le mycélium aérien, en forme de croûte verruqueuse, renferme un pigment brun noirâtre et se continue en un mycélium intramatriciel, typique par sa ramification dendritique (fig. 4). Vues au microscope, les hyphes présentent des différences importantes avec celles des tronçons isolés du *Ranunculus acris* et du *Ramularia auricom*i (fig. 5). Les filaments ont une tendance à s'anastomoser et offrent de nombreuses parois transversales, tout à fait comme dans la nature. De place en place, les hyphes s'élargissent et constituent des glomérules dont l'épaisse enveloppe brune voile le contenu.

Des caractères analogues se manifestent sur des cultures en tubes. Le mycélium constitue d'épaisses croûtes brunes qui communiquent leur pigmentation au milieu de culture. Complètement stérile en présence de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, il produit des glomérules irréguliers, visibles à l'œil nu, lorsqu'on prend KNO_3 comme source d'azote (fig. 6) (1) ; leur forme est plus régulière sur milieux peptonisés (fig. 7) (2). En présence d'asparagine, les glomérules à contours irréguliers renferment des spores bactériiformes (fig. 8) (3) ; sur agar de malt, finalement, on trouve des sclérotés de forme irrégulière. Sur agar de *Sabouraud*, le *Champignon* constitue des croûtes cérébroïdes noires, entièrement stériles.

Il ressort de ce qui précède que chacun des quatre

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et du KNO_3 à 0,1 p. 100.

(2) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et de la peptone à 1 p. 100.

(3) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de l'asparagine à 1 p. 100.

Ramularia isolés des différentes *Renoncules* présente ses caractères spécifiques. Cependant le brunissement du mycélium et la production de glomérules et de sclérotés sont plus accentués chez les espèces qui infectent les *Renoncules* printanières, dont les feuilles disparaissent à bref délai. On est tenté d'y voir une adaptation à la fragilité de leur substratum. Cette hypothèse est appuyée par le fait que d'autres *Ramularia*,

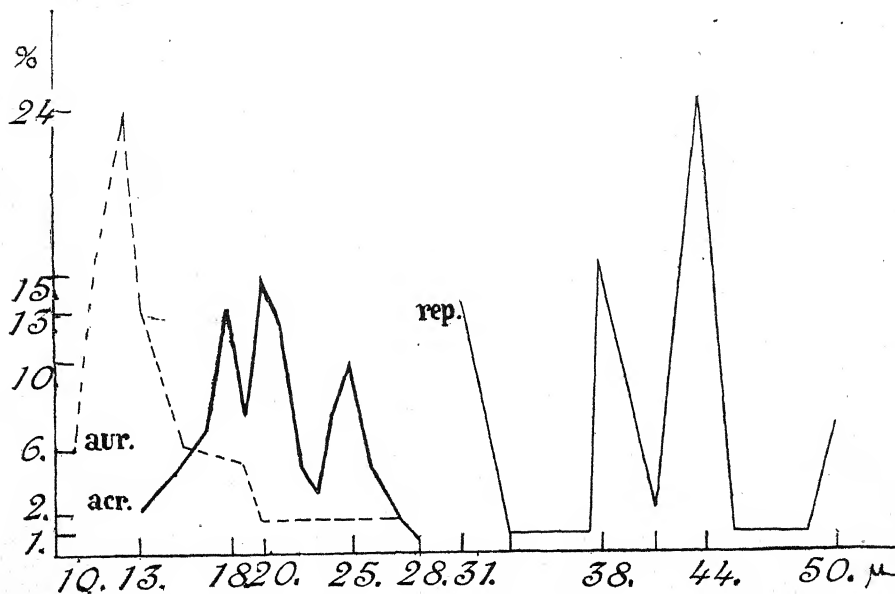


Fig. XI. — Graphiques démontrant le rapport entre la longueur des conidies et leur pourcentage chez les *Ramularia* isolés du *Ranunculus auricomus* (aur.), *R. acris* (acr.) et *R. repens* (rep.).

parasites de feuilles minces, ont la même tendance. Nous y reviendrons dans un chapitre ultérieur.

La question se pose de savoir quelle est la valeur systématique des *Ramularia* étudiés ci-dessus. Pour m'en rendre compte, j'ai tracé des courbes biométriques relatives à la longueur des conidies (Fig. XI). Or, ces courbes, établies pour le *Ramularia repens* d'une part, et celles appartenant au *Ramularia* du *Ranunculus acris* et *auricomus*, de l'autre, se distinguent fondamentalement par le fait suivant : le commencement de la première est situé au delà de la fin des deux autres. Celles-ci sont superposées, tout en offrant des carac-

tères distinctifs très prononcés. La courbe du *Ramularia auricomus* présente un maximum unique de 13 μ ; celle du *Ramularia acris*, trois maxima moins élevés.

Il en résulte que ces deux derniers Champignons sont plus différents les uns des autres que, par exemple, les races du *Ramularia Sambucina*.

A ceci correspond le fait que leurs hôtes respectifs se distinguent par leurs caractères biologiques; l'un est une plante essentiellement printanière, l'autre subsiste pendant toute l'année.

D'autre part, la courbe du *Ramularia repentis*, fondamentalement différente par sa forme et par sa disposition, démontre que celui-ci représente une bonne espèce, nettement distincte des autres *Ramularia*, isolés des *Ranunculus acer* et *auricomus*.

Les *Ramularia* des *Renoncules* n'avaient pas été étudiés jusqu'à présent. Tout récemment STERNON a décrit un *Ramularia* sur *Ranunculus repens*, qu'il a dénommé *Ramularia Ranunculi repentis* Stern.

Il ne peut s'agir, d'après la description de cet auteur, du *Ramularia repentis* Oud, dont je n'ai pas encore achevé l'étude. Je discuterai malgré tout le travail de STERNON, vu que ses conclusions dépassent considérablement le cadre de ses observations et qu'elles s'appliquent au genre *Ramularia* en général.

Parmi ses résultats, STERNON insiste particulièrement sur le fait suivant, auquel se rattachent ses conclusions sensationnelles: il existe dans le genre *Ramularia* une catégorie spéciale de spores, les chlamydo-spores, peu connues aux auteurs qui l'avaient étudié. A l'appui de sa découverte, il cite les observations de WOLLENWEBER, qui signale ces mêmes chlamydo-spores dans une série de *Ramularia* étudiés par lui.

Or, la comparaison des espèces traitées par cet auteur avec les espèces parasitaires examinées par ses successeurs nous révèle, chez celles-là, certaines différences fondamentales, morphologiques et biologiques. Parmi les premières, je cite: ramification abondante verticillée des conidiophores, connexion avec des stades ascospores appartenant à des *Hypo-*

créacées. Au point de vue biologique, les espèces de WOLLENWEBER sont caractérisées par le manque de spécialisation et par leur existence saprophytique sur les substratum les plus variés.

Quant aux espèces étudiées par STERNON, il est très difficile de se prononcer sur leur véritable nature. Le seul appareil conidifère, figuré par cet auteur présente une différence importante avec ceux que j'ai observés chez mes *Ramularia*: la ramification des filaments conidifères estradiale.

C'est donc la production de chlamydospores qui a principalement attiré l'attention de cet auteur. Dans la nature, ces organes se forment après les conidies, mais il les a aussi observés en milieu artificiel. Leur présence lui paraît fondamentalement importante et légitimerait la constitution d'un nouveau groupe de *Ramularia*, les *Basidioramularia*. Jusqu'à ce jour, tous les mycologues auraient confondu ces *Basidioramularia* avec des *Basidiomycètes*, en les plaçant parmi les *Ustilaginées* dans le genre *Entyloma*.

STERNON classe dans ce groupe des *Basidioramularia*, outre le *Ramularia* = *Entyloma Ranunculirepentis*, encore le *Ramularia* = *Entyloma Oenotheræ*. Sont annexés également les *Ramularia Armoraciæ* et le *Ramularia variabilis*, produisant des chlamydospores, d'après le dire de STERNON. Il est vrai que toute description et surtout des dessins à l'appui manquent complètement.

De ces résultats, il n'y a qu'une conséquence à tirer : rayer du groupe des *Basidiomycètes* le genre *Entyloma* et considérer comme erronés tous les résultats de son étude cytologique, preuves évidentes de son attribution aux *Ustilaginées* ; le classer dans le genre *Ramularia*, uniquement parce qu'il possède des conidies cylindriques, disposées en chaînes ramifiées.

Ce serait là, à mon avis, et selon l'aveu de STERNON lui-même (1), donner trop d'importance à la forme des conidies, qui ne doit jouer qu'un rôle tout à fait secondaire comme principe de classification.

(1) « Les mêmes formes conidiennes se retrouvent fréquemment dans le cycle évolutif de Champignons supérieurs très distants. »

Reste à savoir ce qu'il faut penser des chlamydospores, trouvées par STERNON chez certains *Ramularia*, et dans la nature et en milieu de culture.

D'après la description de cet auteur, et d'après ses dessins, les faits suivants sont certains : 1^o il existe une connexion réelle entre conidies et chlamydospores ; 2^o ses cultures, issues des unes et des autres, étaient pures.

Ayant passé en revue mes préparations de l'*Entyloma Ficariae* et les publications très nombreuses sur les *Entyloma*, je crois avoir trouvé la clé de l'énigme. D'une part, les cultures d'*Entyloma* peuvent présenter une certaine ressemblance extérieure avec celles des *Ramularia*. Malgré tout, il n'est venu jusqu'à présent à l'esprit de personne de rapprocher ces deux genres aussi éloignés l'un de l'autre, uniquement d'après l'aspect de leurs cultures.

On sait, d'autre part, depuis longtemps, que la forme et la ramification des conidies dans le genre *Ramularia* et celle qui est réalisée dans le genre *Entyloma* se ressemblent beaucoup ; effectivement, certains *Entyloma* émettent par les stomates des conidiophores, producteurs de conidies ramifiées. Personne n'a, pour cette raison, identifié ces deux genres.

Ces faits établis, les conclusions suivantes s'imposent d'elles-mêmes. Ce qu'a étudié STERNON étaient de véritables *Entyloma*. Les ressemblances entre ces deux genres l'ont amené à une regrettable confusion entre le genre *Ramularia* et le genre *Entyloma*.

Mes propres recherches sur le *Ramularia variabilis* démontrent d'ailleurs ce qu'il faut penser des hypothèses invraisemblables de cet auteur ; nulle part, dans des centaines de coupes faites pendant toutes les saisons de l'année, je n'ai pu trouver la moindre trace de chlamydospores.

D'ailleurs, d'après le dire de STERNON lui-même, la présence, chez le *Ramularia*, de sclérotés dérivés de périthèces l'embarrasse beaucoup ; il ne peut en nier l'existence, comme il a vu des glomérules sclérotiformes dans ses propres cultures.

Comment pouvait-il se soustraire à la seule conclusion, compatible avec son hypothèse, qu'un *Ramularia* est à la fois un *Ascomycète* et un *Basidiomycète* ?

L'unique issue, pour sortir de cette impasse, était de s'attaquer à l'interprétation que j'avais donnée des sclérotés, et qu'il qualifie de « spéciale et inattendue ». Cette critique est totalement inexacte. L'étude attentive de travaux de KLEBAHN et de LAIBACH lui aurait montré infailliblement que les mycologues sont d'accord depuis longtemps sur cette interprétation.

Reste à débattre un dernier point : que faut-il penser des glomérules, trouvés par STERNON dans ses cultures d'*Entyloma*? Leur présence ne m'étonne pas, de pareils organes végétatifs étant connus chez des Champignons appartenant aux groupes les plus divers.

Cette longue controverse n'était pas inutile, malgré sa stérilité ; elle nous montre quelle peut être l'origine d'une erreur aussi fondamentale que celle de STERNON. Sans vouloir l'excuser, je l'attribue principalement à l'imprécision des diagnoses de genres dans nos traités mycologiques.

6. — *Ramularia variabilis* Fuck.

(Fig. XLI, 1, 2.)

Mes efforts pour découvrir la forme parfaite du *Ramularia Geranii* sont jusqu'à présent demeurés infructueux ; j'ai été plus heureux, sous ce rapport, pour le *Ramularia variabilis*.

Voici, en résumé, les résultats de mes recherches relatives à cette espèce (Voir *Annales des Épiphyties*, 1926).

Le parasite, ayant pénétré par la voie des stomates dans les tissus foliaires de son hôte, la Digitale pourpre, les tue immédiatement ; puis il produit ses conidiophores à l'intérieur des cavités stomatiques, en perçant le canal ostiolaire ; plus tard, au contraire, il traverse directement l'épiderme.

Le Champignon ayant végété pendant tout l'été, à l'aide de son mycélium et des conidies, continue à produire des conidiophores pendant les périodes chaudes et pluvieuses de l'hiver ; mais il forme aussi des sclérotés qui fonctionnent en organes d'hibernation par excellence et qui donnent, au prin-

temps, de nouvelles conidies sur leurs parties apicales. On trouve moins fréquemment des pycnides.

L'évolution de ces organes est pareille à celle que j'ai observée chez le *Ramularia Sambucina* : le tissu sporigène est constitué de filaments variqueux, qui peu à peu se fractionnent en articles uninucléés.

On découvre, enfin, à l'intérieur des débris hibernés, une quatrième catégorie d'organes : ce sont les périthèces : leurs ébauches se distinguent des jeunes sclérotas par l'absence originelle d'une membrane brune et par la présence d'un ascogone, producteur d'hyphes ascogènes et d'asques. Leur maturation dépend d'ailleurs d'une série de conditions, rarement réalisées dans la nature. Les périthèces mûrissent exclusivement lorsque les feuilles hibernées, jonchant le sol, sont protégées contre une décomposition trop rapide par une couverture de feuilles mortes.

Il résulte de cette observation importante que l'absence de périthèces à l'intérieur de feuilles, hibernées dans des conditions artificielles, ne prouve nullement leur non-existence.

Les cultures du parasite, soit conidigènes, soit ascogènes, donnent des conidies et des sclérotas. Ces sclérotas, plus rares que les conidies, se développent mieux sur azote organique que sur azote minéral ; ils atteignent leur taille maxima sur certains milieux à décoctions. Les colonies sont caractérisées par leur pigmentation violette, qui vire, par toute la gamme des nuances, du violet brunâtre au rose brunâtre et au rose.

Exceptionnellement deux teintes peuvent être réalisées dans une même colonie. Ceci est le cas d'une culture ascogène que j'ai obtenue en milieu à peptone. Le centre de la colonie, où s'est maintenue la couleur violet brunâtre primitive, est entouré d'une marge rosée où exsudent de nombreuses gouttelettes rouge-carmin (fig. 1, Fig. XLI).

J'ai fait, d'autre part, une observation intéressante sur une autre colonie, poussée également en milieu à peptone, mais, cette fois-ci, conidigène. Primitivement d'un bleu violet, elle était devenue rose par une culture prolongée en présence

de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ (fig. 2). Or, cette culture s'est maintenue dans la suite, même lorsque je l'ai repiquée sur un milieu favorable à la production du pigment violet.

En coupe, les colonies roses se distinguent des colonies normales par la présence, à leur surface, d'un plectenchyme massif, constitué d'hyphes extrêmement fines et incolores. J'attribue ces altérations anormales à une dégénérescence du parasite, due aux influences nocives du sel d'ammonium.

Cette même dégénérescence des colonies roses s'est manifestée lors de mes expériences d'infection. L'inoculation des feuilles de digitale avec ces colonies est toujours inopérante, tandis qu'elle réussit facilement avec des colonies normales violettes, soit conidigènes, soit ascogènes.

7. — *Ramularia Lysimachiae* v. Thum. (Fig. XII et XL, 3-6.)

Parmi les espèces produisant des périthèces, il faut classer, selon LAIBACH, le *Ramularia Lysimachiae*. Cet auteur en a décrit la forme parfaite, et il a pu la rattacher, par tous les stades de transition, aux sclérotés. Je n'ai pu observer des périthèces, faute de matériel suffisant.

Le parasite se trouve sur *Lysimachia vulgaris* ; il produit, sur ses feuilles, des taches circulaires qui s'agrandissent et qui confluent finalement. La teinte brun clair de ces plages desséchées tranche nettement sur le fond vert du limbe.

Les conidiophores, produits sur leur face inférieure, sont extrêmement petits et visibles seulement à la loupe ; ils se présentent sous forme de nombreux minuscules flocons blancs d'une nuance bleuâtre.

Au microscope, le parasite offre une structure qui correspond tout à fait à son aspect extérieur : le conidiophore se constitue à partir d'un glomérule minime, remplissant une cellule épidermique. Sis sur ce glomérule, les filaments conidifères s'allongent et percent directement l'épiderme. Chacun d'eux, muni d'un callus apical, produit une seule conidie (fig. 1, Fig. XII).

Tous ces caractères correspondent également à ceux du

Ramularia Lysimachiarum décrit par LINDROTH. La nécessité de constituer une nouvelle espèce ne s'imposait pas, à mon avis.

Le mycélium du parasite, extrêmement fin, se détache à peine des débris nécrosés qui l'entourent ; il est, par conséquent, très difficile de le mettre en évidence.

Bien plus saillants sont les sclérotés qu'on trouve en grand nombre dès la disparition des conidiophores (fig. 2). Ces organes présentent une différenciation nette entre la partie centrale et la partie apicale ; les deux sont constituées de petites cellules se détachant de la partie périphérique à grandes cellules, distincte à son tour de l'enveloppe foncée.

Lorsqu'on maintient ces sclérotés en plein air pendant l'hiver, on peut observer leur maturation dès le mois de mai. La partie apicale perce la surface foliaire et constitue une touffe de filaments grêles, analogues aux filaments conidifères des conidiophores (fig. 3).

J'ai ensuite trouvé des pycnides correspondant à ce que ALLESCHER a décrit sous le nom de *Phyllosticta Lysimachiae* (pycnospores de 3-4 μ . de longueur). Leur connexion avec les autres carpophores du *Ramularia Lysimachiae* est démontrée par mes cultures.

J'ai cultivé le *Ramularia Lysimachiae* sur différents milieux artificiels. Le mycélium présente des caractères voisins de ceux qu'il offre dans les conditions normales ; il est constitué de cellules riches en protoplasme, renfermant des noyaux volumineux (fig. 4). Les conidies, produites sur les parties anciennes des colonies, bourgeonnent les unes sur les autres et sont légèrement supérieures comme dimensions à celles qu'on trouve dans la nature (fig. 5).

Cultivé en tubes, le parasite présente une particularité très frappante (fig. 6) (1). Le mycélium intramatriciel communique au milieu de culture une pigmentation violette très intense, tandis que le mycélium aérien a une teinte grise. Suivant la composition du milieu, ce pigment vire tantôt au bleu, tantôt au rose.

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et du KNO_3 à 1 p. 100.

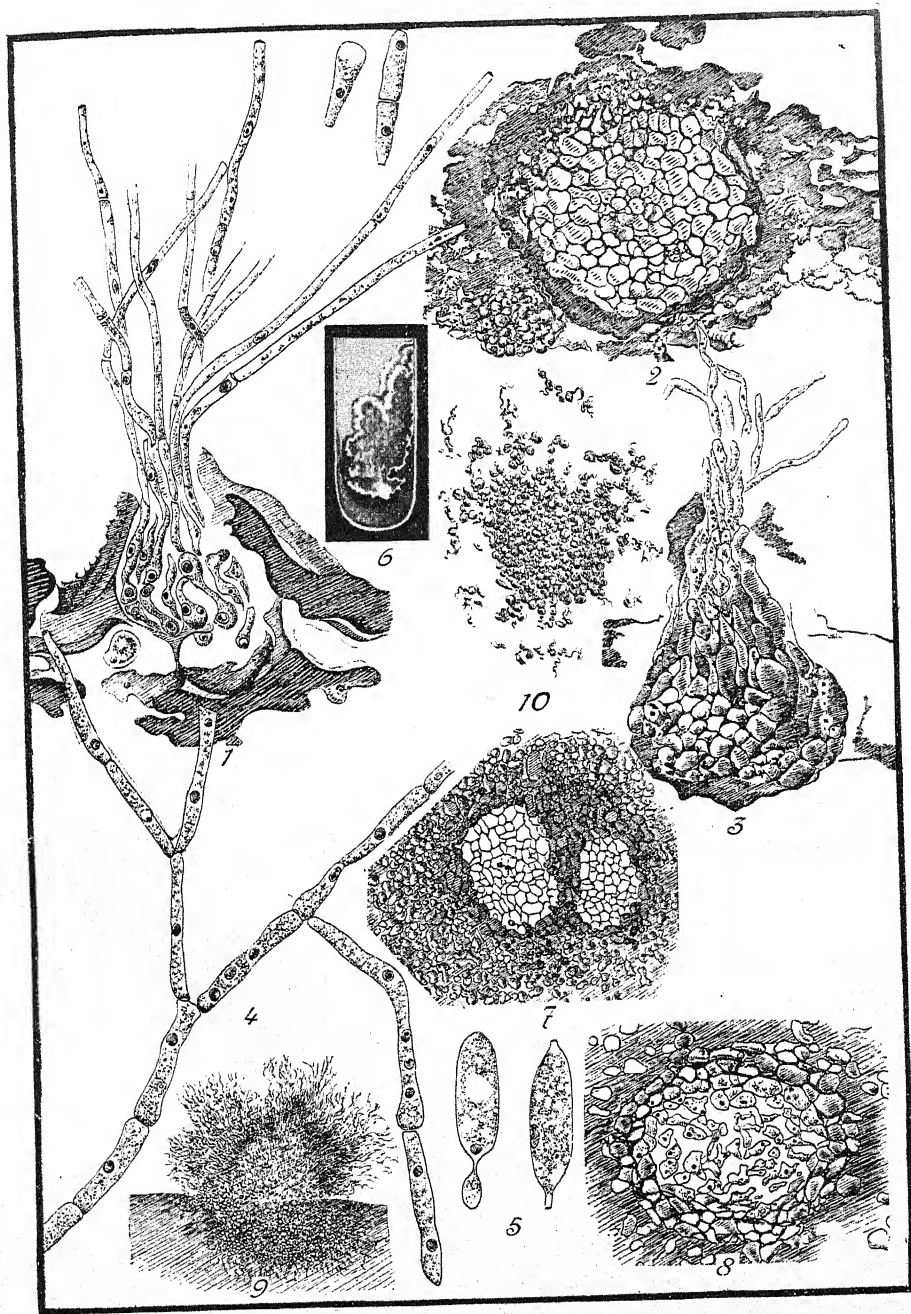


Fig. XII. — *Ramularia Lysimachiae*. — 1, Conidiophore; 2-3, Sclérote (nature); 4-5, Mycélium et conidies sur lame; 6, Culture en tube; 7-10, Glomérules, sclérotos et pycnide (culture). (Gross.: 560, 350, 350, 560, 560, 1, 350, 350, 160, 160.)

Ainsi, en présence de $(\text{N}^+\text{H})^2\text{SO}_4$, il prend une nuance franchement rose, et la couleur violette se maintient exclusivement sur les petites colonies, de même que sur le liséré des colonies adultes (fig. 3, Fig. XL); il vire au bleu-horizon en présence de peptone (fig. 4), au mauve en présence de KNO_3 (fig. 5), au gris bleuâtre en présence d'asparagine (fig. 6). La surface de la gélose prend un aspect nacré, typique pour beaucoup de cultures sur asparagine.

Le milieu imprime donc aux colonies du *Ramularia Lysimachiae* des teintes analogues à celles du *Ramularia variabilis*. Mais toutes ces réactions se présentent ici avec plus de précision.

Mes efforts d'influer sur la production du pigment, en modifiant la réaction du milieu, ont été voués à un échec; ni l'incorporation à la gélose solidifiée d'acide tartrique de 0,05 à 1 p. 100, ni l'alcalisation par NaOH $\frac{1}{10}$ n'ont eu le moindre effet.

On pourrait songer à modifier la pigmentation par l'action de la lumière. Voici ce que j'ai pu constater à ce sujet: les cultures développées en chambre noire présentent toujours une teinte plus foncée que celles qui ont poussé à la lumière. La lumière entrave donc plutôt le développement du Champignon.

Cette remarque s'applique non seulement à la pigmentation des colonies, mais aussi à la structure des organes, qui sont toujours mieux développés à l'obscurité.

En voici la preuve: en présence de glucose à 1 p. 100 et de peptone à 0,1 p. 100, les cultures éclairées du *Ramularia Lysimachiae* produisent des sclérotés intramatrixaux nombreux, mais massifs (fig. 7). Lorsqu'on maintient ces mêmes cultures à l'obscurité, le nombre des sclérotés augmente davantage, et en même temps il se dessine à leur centre une cavité, renfermant un tissu sporigène (fig. 8).

Sur d'autres milieux, au contraire, les sclérotés restent rudimentaires. En présence d'une quantité diminuée de glucose (0,1 p. 100) et d'une concentration plus élevée de peptone (1 p. 100), ils sont réduits à des glomérules qui naissent

exclusivement à la surface du milieu (fig. 9) ; enfin, avec des doses, soit sous-optimales, soit suroptimales, et de peptone, et de glucose, leurs contours deviennent irréguliers.

Parmi les autres matières azotées, l'asparagine (fig. 10), le sulfate d'ammonium, puis le nitrate de potassium, sont également défavorables à leur production.

Pour vérifier la pureté de mes cultures, j'ai fait des inoculations sur des pieds de *Lysimachia vulgaris* empotés.

Des gouttelettes d'une suspension de spores, extraites de mes cultures, en mai 1926, ont été déposées sur des feuilles récemment épanouies. Quelques jours plus tard, les plages inoculées se sont contractées et se sont desséchées finalement. Aucun nouveau symptôme n'est venu se présenter pendant des semaines ; j'attribue ce fait à la sécheresse de cette époque. Puis, après une période de pluie, se sont formés subitement les conidiophores sur la face inférieure du limbe.

De cette expérience, je tire les conclusions suivantes : la nécrose des tissus, ne peut être l'œuvre du mycélium, pénétré à l'intérieur de la feuille, car elle suit de trop près l'inoculation et s'étend *de suite* sur *tout* l'espace couvert par la suspension sporifère. Le fait même, d'être limitée par l'étendue de cette suspension, démontre que la nécrose est due à un produit sécrété par les hyphes, peut-être au pigment lui-même. Autrement dit : le parasite détruirait les tissus par ses sécrétions pour y pénétrer ensuite.

Cette hypothèse est confirmée par une observation analogue que j'ai faite sur le *Ramularia variabilis*. Cette espèce produit aussi un pigment violet qui peut disparaître par la culture prolongée sur certains milieux (Voir p. 146). Or, ces cultures dépigmentées perdent également leur faculté d'infecter la Digitale.

Après les espèces qui produisent conidiophores, pycnides, sclérotés et périthèces, j'en étudierai d'autres à cycle évolutif réduit, dépourvues de périthèces. Dans beaucoup de cas,

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de l'asparagine à 1 p. 100.

l'absence de périthèces s'explique par le fait que leur maturation dépend d'une série de conditions plus ou moins spéciales.

Je l'ai démontré pour le *Ramularia variabilis*.

Néanmoins, cette interprétation ne peut, à mon avis, s'appliquer à la totalité des cas. L'impossibilité de trouver des périthèces tient, très souvent, à leur avortement définitif, dû à la nature même de leur substratum. Ce fait me semble réalisé, lorsque le parasite vit sur des feuilles minces qui dépérissent à bref délai. Les périthèces, organes à évolution lente, n'atteignent pas leur maturité dans les matières foliaires caduques. Or, les espèces en question présentent la particularité intéressante de *remplacer les périthèces par des sclérotés et des pycnides, organes à développement rapide, plutôt adaptés aux feuilles minces.*

8. — *Ramularia Lampsanæ* Desm.

Comme prototype de cette catégorie biologique, j'ai signalé le *Ramularia Lampsanæ*. (*Annales des Épiphyties*, 1926). Cette espèce produit un mycélium très fin, qui vit dans les espaces intercellulaires, sans léser les cellules. Le parasite pénètre dans la cavité sous-stomatique, où il mûrit très rapidement ses conidiophores. Jusqu'à ce moment, les tissus ne montrent aucun symptôme de dégénérescence, mais la production abondante des conidiophores amène finalement l'obturation des cavités stomatiques et, par là, la flétrissure et la dessiccation des limbes. Dès lors, le Champignon perce de ses suçoirs les cellules du mésophylle et constitue, avant la dessiccation complète de la feuille, des quantités de sclérotés ; ceux-ci restent massifs ou bien se transforment en pycnides.

La tendance très accentuée du *Ramularia Lampsanæ* de produire des pycnides et des organes de conservation se manifeste aussi en milieu de culture. Sur lames, il donne, par exemple, des chlamydospores de forme irrégulière (1).

D'autre part, j'ai constaté que ses colonies sont de petite

(1) Ces chlamydospores n'ont d'ailleurs rien de commun avec celles signalées par STERNON dans son groupe des *Bandroramularia*.

taille et de croissance lente. Il semble donc que le *Ramularia Lampsanæ* s'adapte moins bien au milieu artificiel que les autres espèces, en raison de son parasitisme plus accentué.

Un autre cas, d'une espèce sensible aux influences nocives du milieu de culture, est représenté par le *Ramularia Adoxæ*.

9. — *Ramularia Adoxæ* Rabenh.

Voici, brièvement résumées, mes observations déjà exposées en 1924. La culture du Champignon réussit, à condition de prélever les conidies le jour même où elles se sont formées sur les feuilles infectées. Plus tard, le parasite est supprimé par des saprophytes concurrents. Tout comme chez le *Ramularia Lampsanæ*, ses conidiophores se constituent principalement sur les feuilles vertes, et leur production s'épuise dès que le limbe commence à se dessécher ; ils sont remplacés de bonne heure par les sclérotés dont l'abondance confère une teinte foncée à la feuille morte. Dans certains cas, les sclérotés présentent, à leur intérieur, une certaine différenciation ; on y trouve des cellules allongées, plurinucléées et riches en protoplasme. J'ai des raisons pour croire qu'il s'agit d'un ascogone et que le sclérote correspond à une ébauche de périthèce ; cette interprétation est corroborée par le fait que la partie apicale du sclérote peut s'allonger en col. Mais le développement des ébauches s'arrête toujours à ce stade initial. Le principal rôle des sclérotés est, comme ailleurs, d'hiverner le Champignon et de produire des conidies au printemps.

Dans la même série que le *Ramularia Lampsanæ* et le *Ramularia Adoxæ*, on peut classer deux autres *Ramularia*, parasitant également des feuilles minces : l'un, le *Ramularia Prenanthis*, vit sur *Prenanthes purpurea* ; l'autre, le *Ramularia Cicutæ*, infecte *Phellandrium aquaticum*.

10. — *Ramularia Prenanthis* Jaap.

(Fig. XIII.)

J'ai récolté cette espèce, au mois d'août, dans les forêts vosgiennes, où elle produit sur les feuilles de *Prenanthes purpurea* des petites taches circulaires, jaunâtres, à liséré purpurin. Leur face inférieure se couvre d'un duvet grisâtre qui se confond avec la teinte glauque du limbe. Le mycélium est caractérisé par son protoplasme épais et la grandeur des noyaux ; il rompt directement l'épiderme (fig. 1, Fig. XIII). Les conidiophores rudimentaires sont constitués de quelques filaments entrelacés en un peloton lâche. Au sommet de ces filaments se produisent des conidies en forme de fuseaux bicellulaires (fig. 2), mesurant 20 μ . en moyenne.

On trouve, en outre, dès le mois de septembre, à l'intérieur des plages nécrosées, des quantités de pycnides. Leurs enveloppes, à peine délimitées des tissus nécrosés, renferment un tissu plectenchymateux, constitué de cellules irrégulièrement polygonales (fig. 3). Elles mûrissent dès le début de l'hiver et produisent de nombreuses petites pycnosporos ovales de 2 μ de longueur ; en même temps, l'enveloppe s'épaissit (fig. 4). On ignorait l'existence de ces pycnides, appartenant au *Ramularia Prenanthis*.

Je passe à l'étude des cultures en milieu artificiel. Cultivé sur lames, le mycélium présente le même aspect qu'à l'intérieur des feuilles (fig. 5). Il produit, sur ses parties anciennes, des conidies identiques à celles que je viens de figurer.

Les colonies, formées sur milieux synthétiques, se présentent sous deux aspects différents. Tantôt ce sont des touffes grises cotonneuses (en présence de glucose à 0,1 p. 100) (fig. 6), tantôt des croûtes noirâtres (en présence de glucose à 1 p. 100) (fig. 7).

Tout comme dans le *Ramularia Lampsanæ* et *Adoxæ*, le *Ramularia Prenanthis* manifeste en culture une tendance très prononcée à produire des pycnides. On les trouve sur presque tous les milieux ; leur degré d'évolution dépend essentiellement de leur nutrition. Sur milieux renfermant de la glu-

cose à 0,1 p. 100, et de l'asparagine à 1 p. 100, il n'y a que des

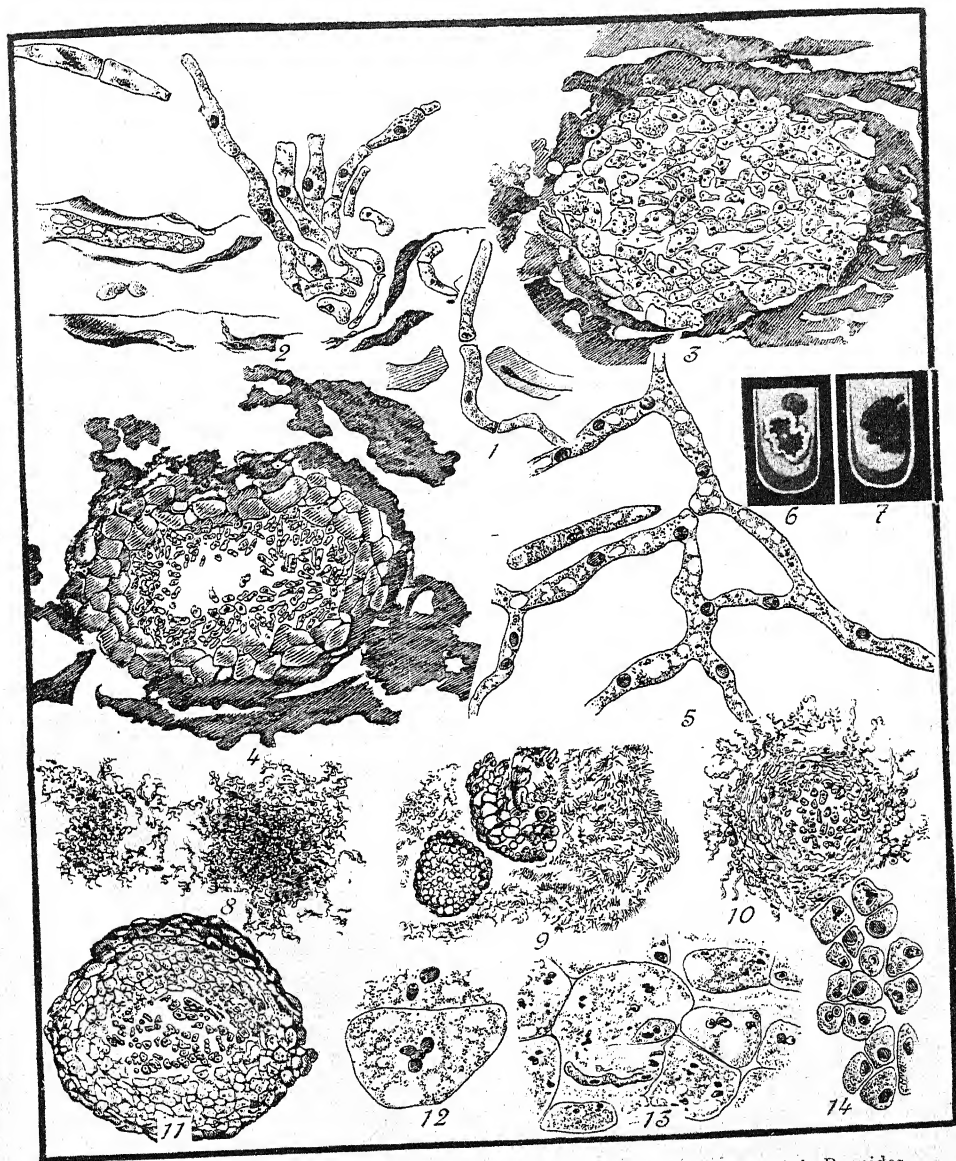


Fig. XIII. — *Ramularia Prenanthis*. — 1, Mycélium ; 2, Conidiophore ; 3-4, Pycnides (nature) ; 5, Mycélium sur lame ; 6-7, Cultures en tubes ; 8-11, Sclérotés et pycnides ; 12-14, Évolution du tissu sporigène (cultures). (Gross. : 1130, 1130, 650, 650, 1130, 1, 1, 240, 410, 240, 1130, 860, 860.)

glomérules rudimentaires sans différenciation (fig. 8). Au contraire, sur gélose avec 1 p. 100 de glucose et 0,1 p. 100

d'asparagine, le tissu sporigène, relativement peu différencié, se dessine au centre de l'organe.

En ce qui concerne la peptone, elle semble, par son influence morphogénique, supérieure à l'asparagine. Il y a des glomérules de forme plus ou moins régulière en présence de glucose à 0,1 p. 100 et de peptone à 1 p. 100 (fig. 9). L'augmentation à 1 p. 100 de la glucose exerce un effet favorable sur la différenciation du tissu sporigène ; finalement, sur glucose à 1 p. 100 et peptone à 1 p. 100, ces ébauches sont plus nombreuses, et leurs enveloppes sont confluentes. Des observations analogues ont été faites sur des milieux à $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$.

Enfin, sur gélose à base de KNO_3 , les pycnides atteignent un degré de développement tout à fait comparable à celui qui est réalisé en milieu naturel ; même en présence de doses sous-optimales (0,1 p. 100 de glucose et 0,1 p. 100 de KNO_3) (fig. 10), les différentes parties constitutives des pycnides sont nettement dessinées ; elles atteignent leur plein développement en présence de glucose à 1 p. 100 et de KNO_3 à 1 p. 100 ; les enveloppes, externe et interne, se détachent bien du tissu sporigène au centre (fig. 11).

J'ai profité de l'abondance des pycnides sur ces milieux pour faire quelques observations relatives à la sporogénèse. Le tissu sporigène est constitué, à un état précoce de son évolution, par des cellules de grande taille, entourées de membranes très minces et renfermant, au centre, un groupe de noyaux (fig. 12). Ces derniers se divisent activement et se placent, toujours par paires, dans les angles des cellules. Puis, par un nouveau clivage, se délimitent des petites cellules polygonales, binucléées (fig. 13). Celles-ci, après un cloisonnement réitéré, se fractionnent en éléments disposés en groupes réguliers (fig. 14), qui rappellent les tétrades des cellules génératrices des *Phanérogames*. Ils évoluent en pycnospores par un clivage définitif.

11. — *Ramularia Cicutæ* Karst.

(Fig. XIV.)

J'ai récolté le *Ramularia Cicutæ* sur *Phellandrium aquaticum*, dans un marécage aux environs de Bellème (Basse-Normandie). Les pinnules, recroquevillées par l'action parasitaire, tournaient vers le haut leur face inférieure, toute saupoudrée de conidies. Les feuilles, ainsi infectées, se fanaient rapidement.

L'observation microscopique m'a révélé que les tissus foliaires sont entièrement momifiés par le mycélium du parasite. Sur les hyphes végétatives renflées s'élève un faisceau de filaments conidifères, constituant un conidiophore, réduit au dernier degré. Les extrémités dichotomes de ces filaments présentent une papille de déhiscence, de laquelle se sont détachées les conidies. Celles-ci sont de forme très variable, tantôt globuleuses et unicellulaires, tantôt allongées et bicellulaires (fig. 1, Fig. XIV).

Cultivées sur lames, les conidies donnent un mycélium très ramifié, à cellules polynucléées, tout comme dans la nature. Il offre la particularité intéressante de présenter des renflements globuleux, comparables à ceux qu'on trouve à l'intérieur des feuilles ; de ce mycélium naissent des conidies uni ou bicellulaires, peu différentes des parties purement végétatives (fig. 2).

Cultivé sur gélose, le Champignon donne des colonies petites au début, mais qui s'agrandissent au cours des repiquages sur milieux frais. Constituées d'un mycélium aérien cotonneux, gris ou blanc, et entourées d'un bord gris noirâtre granuleux (fig. 3), elles rappellent beaucoup, comme aspect, les colonies du *Ramularia Prenanthis*.

La zone granuleuse, périphérique, est formée principalement de sclérotés, fréquents sur tous les milieux. La nutrition détermine leur degré de différenciation, comme chez le *Ramularia Prenanthis*.

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et du $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ à 1 p. 100.

D'une manière générale, les sclérotés préfèrent l'azote minéral à l'azote organique ; ni sur peptone, ni sur asparagine, leur partie centrale ne renferme de tissu sporigène. L'enveloppe est toujours mieux développée sur glucose à 1 p. 100 qu'avec glucose à 0,1 p. 100 ; en présence de glucose à 1 p. 100 et d'asparagine à 1 p. 100, elle devient même prédominante, et les pycnides se fusionnent en un plectenchyme brun homogène.

Mêmes observations sur azote minéral, qui agit aussi sur la différenciation de l'enveloppe. Prenons, comme exemple, les milieux à $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$. En présence d'une dose sous-optimale à 0,1 p. 100 de ce sel et de glucose à 1 p. 100, l'enveloppe reste incomplète (fig. 4). Au contraire, avec $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$ à 1 p. 100 et glucose à 0,1 p. 100, elle est normalement constituée (fig. 5). Les sclérotés atteignent leur plus haut degré de différenciation en présence de 1 p. 100 de $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$ et de 1 p. 100 de glucose (fig. 6). Des observations analogues s'appliquent aux milieux à KNO_3 .

Bref, la tendance du *Ramularia Cicutæ* à former des sclérotés est très prononcée sur tous les milieux, quelle qu'en soit la composition. Même la glucose ne semble pas indispensable à ces organes, vu le fait qu'on peut la remplacer partiellement ou totalement par de l'amidon.

Il est d'autant plus surprenant de constater que certains milieux à décoctions conviennent moins au parasite que les milieux synthétiques. Les sclérotés s'y réduisent à l'état de glomérules (fig. 7) (1).

Il ne m'a pas été possible de mettre en évidence les sclérotés à l'intérieur des feuilles hibernées, vu leur fragilité. On a signalé un *Phyllosticta Cicutæ*, dont les ébauches pourraient correspondre à celles que j'ai observées dans mes cultures.

Le groupe biologique, comprenant les *Ramularia Adoxæ*, *Lampsanæ*, *Prenanthis* et *Cicutæ*, présente donc les caractères communs que voici : production rapide de l'appareil con-

(1) Culture sur décoction de Carotte gélosée.

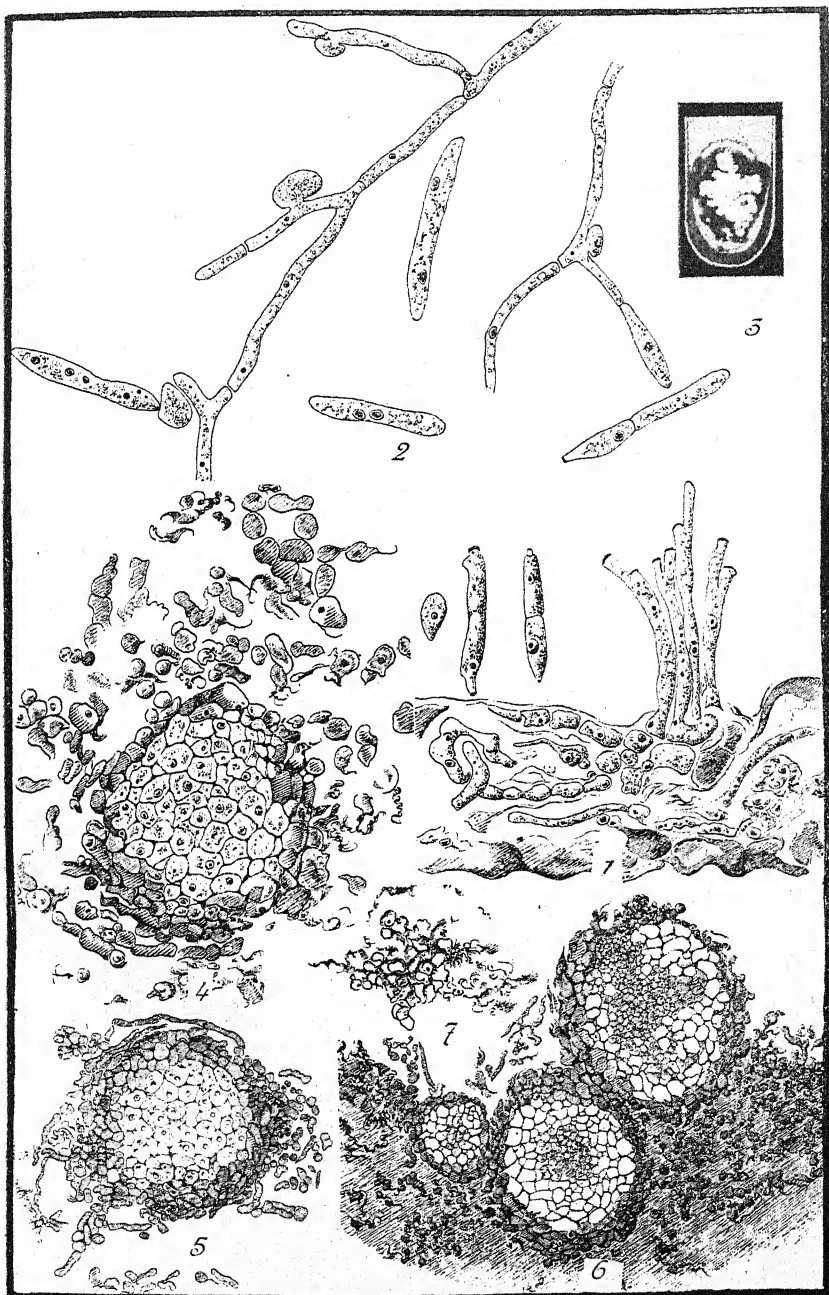


Fig. XIV. — *Ramularia Cicutæ*. — 1, Conidiophore et conidies (nature) ; 2, Mycélium et conidies sur lame ; 3, Culture en tube ; 4-7, Sclérotés (cultures). (Gross. : 730, 730, 1, 250, 166, 90, 160.)

difère, d'une structure plus ou moins simplifiée ; formation abondante de sclérotés en milieux artificiels et en milieux naturels.

Il est logique d'attribuer ces particularités aux conditions spéciales dans lesquelles vivent ces espèces.

Un autre groupe, à l'étude duquel je passe à présent, est caractérisé par ses réactions très différentes : absence complète de sclérotés et abondance d'un mycélium végétatif. Ce groupe comprend *Ramularia Leonuri* et *Ramularia Heraclei*, à mycélium blanc ou rose ; puis le *Ramularia calcea* à mycélium gris.

12. — *Ramularia Leonuri* Sorok.

(Fig. XV.)

Le *Ramularia Leonuri* habite de préférence les feuilles inférieures du *Leonurus cardiaca*, où il produit de petites taches anguleuses d'un brun rougeâtre ; des feuilles basales, toutes saupoudrées de conidies, la maladie progresse vers les feuilles supérieures. Les touffes de conidiophores, limitées au début aux taches foliaires, s'étendent ensuite sur toute la surface des feuilles mortes.

Le hasard m'a permis d'observer le développement initial du parasite. Son filament germinatif s'étend d'abord du côté supérieur de l'épiderme foliaire ; puis, arrivé au niveau d'une cellule stomatique, il s'insinue immédiatement à l'intérieur du mésophylle (fig. 1, Fig. XV).

Les stomates constituent également des portes de sortie des conidiophores : ceux-ci se massent en faisceaux dans la cavité stomatique, pour s'infiltrer ensuite dans le canal ostiolaire (fig. 2). Arrivés à la surface de l'épiderme, ils s'étaient en gerbes et produisent de nombreuses conidies (fig. 3) disposées en chaînes (fig. 3, à droite).

Comme organes d'hibernation, le parasite possède des sclérotés, produisant dans leur intérieur des spores bactériennes ; dans d'autres cas, ces sclérotés restent massifs. J'ai figuré, par le dessin 4, leur état printanier, tel qu'on le trouve au mois de mars. A ce moment, on voit s'enrichir en proto-

plasme les cellules constituant l'ostiole du sclérote; puis



Fig. XV. — *Ramularia Leonuri*. — 1, Mycélium; 2-3, Conidiophores et conidies; 4, Sclérotés (nature); 5, Mycélium sur lame; 6, Culture en tube. (Gross.: 750, 750, 750, 340, 750, 1.)

elles s'allongent en filaments et rompent ainsi l'enveloppe brune qui les renfermait primitivement.

Sur lames, le Champignon produit un mycélium large, variqueux, à gros noyaux ; ses parties anciennes donnent des conidies, disposées en chaînes, tout comme dans la nature (fig. 5).

En tubes, les colonies présentent un aspect très particulier ; elles constituent une pellicule fortement plissée, se creusant à l'intérieur de la gélose (fig. 6) (1). Leur surface est rose et glabre, notamment en présence de $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$, ou bien elle est blanche et pulvérulente sur KNO_3 et sur asparagine. Sur certains milieux, les colonies possèdent à la fois les deux caractères.

L'étude microscopique des colonies m'a démontré à quoi tient leur aspect si particulier. D'une manière générale, la croissance végétative prédomine sur tous les milieux, chez le *Ramularia Leonuri* ; sur gélose, à base de $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$, les extrémités fines du mycélium, étroitement enchevêtrées, constituent une pellicule coriace. Les colonies ne renferment ni à leur surface, ni à l'intérieur la moindre trace de sclérotés.

Mes cultures m'ont servi ensuite à des expériences d'infection. J'ai déposé une suspension de conidies sur les feuilles d'un pied empoté de *Leonurus cardiaca*. L'inoculation, faite le 25 mars, a abouti au résultat voulu ; un mois plus tard, les feuilles présentaient tous les symptômes typiques de la maladie.

13. — *Ramularia Heraclei* (Oud.) Sacc. (Fig. XVI).

Ce parasite produit fréquemment, sur les limites d'*Hera-cleum spondylium*, des taches, circulaires au début, anguleuses, dans la suite, et qui, par leur dessiccation, prennent une teinte brune ; les parties nécrosées renferment des filaments figés étroitement aux parois cellulaires (fig. 1, Fig. XVI) ; en dessous de l'épiderme, les hyphes se condensent en petits pelotons et percent l'épiderme (fig. 2). Il se constitue ainsi,

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de la peptone à 1 p. 100.

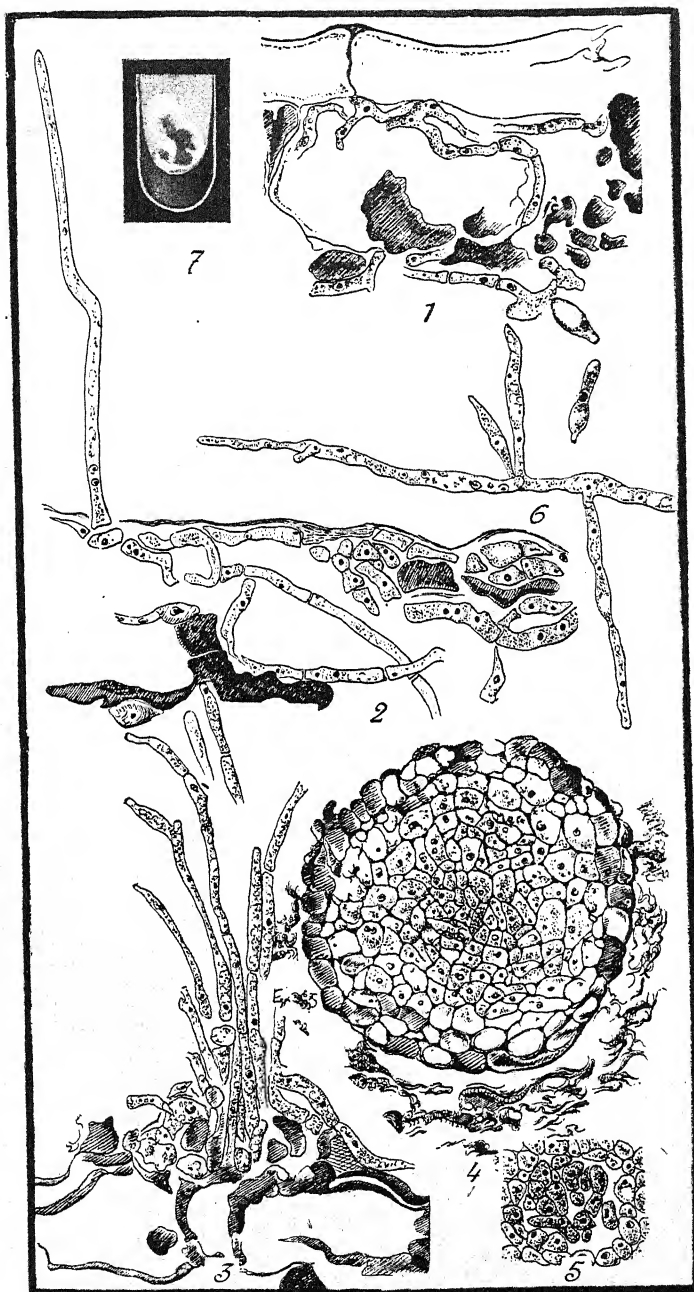


Fig. XVI. — *Ramularia Heraclei*. — 1, Mycélium ; 2-3, Conidiophore ; 4, Sclérote ; 5, Tissu sporigène (nature) ; 6, Mycélium sur lame ; 7, Culture en tube. (Gross. : 600, sauf fig. 4 : 270.)

de proche en proche, des conidiophores, typiques par leurs longs filaments conidifères (fig. 3).

A l'intérieur des feuilles mortes, on découvre de nombreux sclérotés dont le centre est occupé par des cellules de plus petite taille. J'ai observé qu'à un moment donné ces cellules centrales se séparent les unes des autres, comme on le constate généralement dans les ébauches des pycnides.

Ni pycnides, ni sclérotés n'avaient été signalés jusqu'à présent dans les feuilles mortes, succombées au *Ramularia Heraclei*.

Le mycélium, cultivé sur lames, présente les mêmes caractères que dans la nature : ses hyphes, très allongées, renferment de nombreux noyaux de petite taille. Leurs branches latérales peuvent se transformer directement en conidies, disposées en chaînes (fig. 6).

Les colonies du *Ramularia Heraclei*, obtenues sur gélose, ont un aspect extrêmement uniforme, malgré toutes les variations apportées aux milieux : le mycélium est cotonneux, blanc et se condense parfois en croûtes blanches (fig. 7) (1). Leurs dimensions correspondent à la concentration de la glucose ; la quantité et la qualité de la source azotée ne semblent pas intervenir.

Tout aussi uniforme est leur structure ; nulle part il n'y a trace de sclérotés ; partout prédomine le mycélium.

Mes expériences d'infection m'ont permis d'identifier mes cultures. Dans ce but, j'ai déposé, le 15 janvier, une suspension de spores sur les feuilles d'*Heracleum*, cultivé en serre. Quinze jours plus tard les plages inoculées se sont couvertes, sur la face inférieure du limbe, d'un duvet gris, comme dans la nature.

14. — *Ramularia calcea* Desm.

(Fig. XVII.)

Le *Ramularia calcea* est un parasite du *Glechoma hederacea*, qu'on trouve parfois à des stations ombragées, notam-

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et du $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ à 4 p. 100.

ment dans des forêts. Les symptômes dus à sa présence

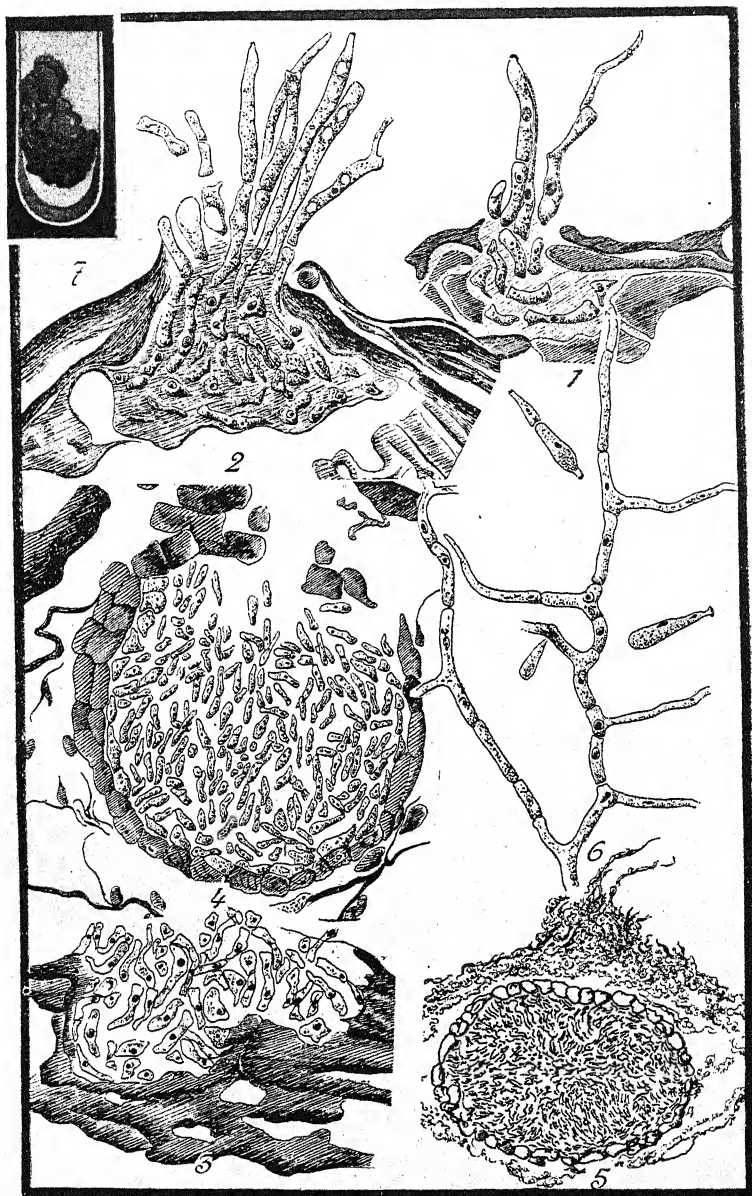


Fig. XVII. — *Ramularia calcea*. — 1-2, Conidiophores; 3-4, Développement des pycnides; 5, Pycnide et conidiophore; 6, Mycélium et conidies sur lames; 7, Culture en tube. (Gross.: 1-4: 600; 5: 170; 6: 600; 7: 1.)

sont très frappants : les feuilles infectées se couvrent de

grandes taches circulaires, jaunâtres, qui se dessèchent à bref délai et qui prennent alors une teinte argentée, encadrée d'un liséré brun foncé.

Dans les plaques infectées, on trouve des tissus complètement désorganisés, à parois gonflées et brunies, ce qui rend particulièrement difficile l'observation du mycélium ; celui-ci se localise dans les cellules épidermiques. A leur intérieur s'ébauchent les conidiophores (fig. 1, Fig. XVII), constitués de faisceaux de filaments conidifères variqueux (fig. 2). L'épiderme renferme, en outre, des pelotons mycéliens formés d'hyphes à articles uninucléés (fig. 3). Elles évoluent en pycnides en se creusant de plus en plus à l'intérieur des tissus nécrosés. A l'état mûr, elles présentent une enveloppe à une ou deux couches, englobant des spores courtes et cylindriques, mesurant 2 à 3 μ (fig. 4).

La figure 5 représente une pareille pycnide adulte, en connexion, par son mycélium, avec un conidiophore dégénéré.

Les conidies, cultivées en lames, donnent un mycélium ramifié à angles droits, irrégulièrement tortueux, constitué d'articles courts uninucléés (fig. 6). Ce mycélium produit, à son tour, des conidies, unicellulaires en forme de massue.

Les cultures en tubes renferment un mycélium aérien gris et un mycélium intramatriciel brun, qui communique une teinte noire au milieu (fig. 7). En présence de glucose et d'asparagine à 1 p. 100, les hyphes s'entrelacent en un plectenchyme plus massif, renfermant, çà, et là, des cellules bactérioides. Nulle part je n'ai pu trouver, dans mes coupes, une ébauche quelconque rappelant une pycnide.

15. — *Ramularia Ajugæ* Nissel.

(Fig. XVIII.)

Des espèces étudiées ci-dessus se rapproche le plus le *Ramularia Ajugæ*. Il s'en distingue cependant par certains caractères, morphologiques et culturels, sur lesquels j'insisterai plus particulièrement.

Le parasite infecte *Ajuga reptans* sur des stations humides, notamment au voisinage des forêts. Les feuilles malades

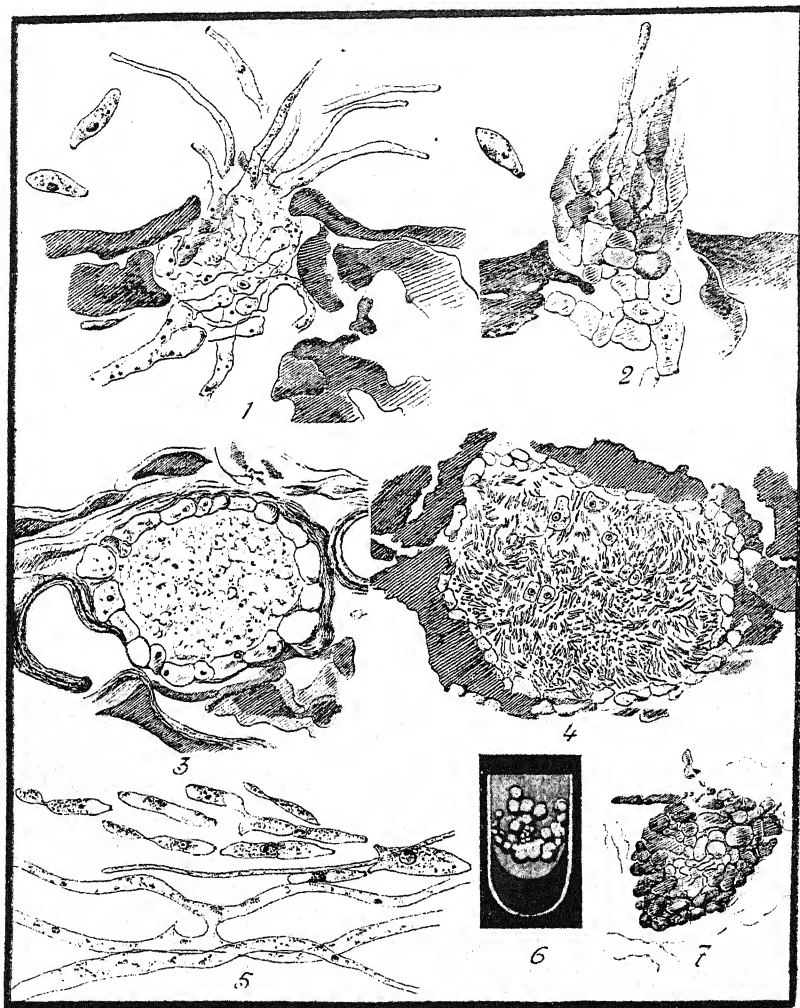


Fig. XVIII. — *Ramularia Ajugæ*. — 1-2, Conidiophores ; 3-4, Pycnides (nature) ; 5, Mycélium sur lame ; 6, Culture en tube ; 7, Glomérule (culture). (Gross. : fig. 1-5 : 560 ; fig. 6 : 1 ; fig. 7 : 270.)

présentent des taches allongées et brunies, qui se couvrent, sur leur face inférieure, d'un duvet de conidies.

Le mycélium du parasite, très fin et hyalin, est confiné aux tissus nécrosés. Il y constitue des bourrelets d'allure

très particulière : par suite des fusions contractées entre les membranes, la structure plectenchymateuse de ces bourrelets s'efface, et on ne reconnaît plus qu'un mélange irrégulier d'éléments cellulaires.

Ensuite ces organes évoluent en conidiophores, dont les filaments conidifères sont très grêles et non ramifiés. Les conidies, formées apicalement, sont, dans la plupart des cas, unicellulaires et pointues aux deux extrémités (fig. 1, Fig. XVIII).

Après avoir fonctionné pendant un certain temps, les conidiophores imprègnent leurs membranes d'un pigment brun (fig. 2). Ils se maintiennent ainsi pendant longtemps à la surface de la feuille morte.

En même temps se produisent, dès le mois de septembre, de véritables organes d'hibernation. Ce sont des pycnides. Elles sont entourées d'une enveloppe de cellules brunes, volumineuses, renfermant un plectenchyme homogène, pareil à celui qui constitue les conidiophores : les hyphes sporigènes ont également leurs membranes fusionnées, constituant un amalgame de cellules dont on ne distingue plus que le protoplasme et les noyaux (fig. 3). Ces ébauches atteignent leur maturité au courant de l'hiver. L'état adulte, atteint au mois de mai, est représenté par la figure 4 (1). A ce moment, l'enveloppe, demeurée mince, renferme des pycnospores en bâtonnets, mesurant $3\ \mu$, entre lesquelles on reconnaît, çà et là, quelques cellules génératrices survivantes.

Je signale enfin l'existence d'ébauches de périthèces trouvées à plusieurs reprises dans les débris foliaires hibernés. Ne pouvant les identifier, je m'abstiens de tout commentaire.

Cultivé sur lames, le *Ramularia Ajugæ* présente une série de particularités qui le caractérisent aussi en milieu naturel (fig. 5) : les hyphes sont de diamètre variable, peu cloisonnées, et renferment, dans un protoplasme très vacuolisé, de nombreux petits noyaux. Les anastomoses fréquentes des membranes lui sont spécifiques, comme en milieu naturel.

(1) La forme de ces pycnides correspond à celle connue aux carpophores du *Phyllosticta Ajugæ* ; ils s'en distinguent par les dimensions des spores, qui sont de 7 à 8 μ .

Sur les parties anciennes du mycélium, il y a production abondante de conidies, disposées en chaînes ramifiées. Plus ou moins allongées et fusoides, ces conidies présentent, en moyenne, les mêmes dimensions que dans la nature.

En culture, le *Ramularia Ajugæ* offre des caractères très uniformes et peu variables sur les différentes géloses (fig. 6) (1). Sur agar de malt glucosé, on obtient de petites colonies cotonneuses et blanches, dont le diamètre augmente au cours des repiquages. Le noircissement de la gélose constitue une autre particularité typique, surtout des cultures anciennes.

Le *Ramularia Ajugæ* se distingue des espèces précédentes par le fait qu'il donne des sclérotés en milieu artificiel. Leur nombre est limité et leur structure reste toujours rudimentaire. En outre, ils sont liés à la présence, dans le milieu de culture, d'azote organique. Comme le démontre la figure 7 (culture sur glucose à 1 p. 100 + peptone à 0,1 p. 100), leur enveloppe se détache peu des tissus du centre. Dans certains cas, ces glomérules peuvent confluer et constituer un plectenchyme brun, sans différenciation. Finalement, en présence d'asparagine, la pigmentation disparaît complètement. Dans ces conditions le mycélium, devenu incolore, renferme des poches à spores bactérioides.

Mes études culturales ont été complétées par des expériences d'infection. J'ai déposé, le 14 juin 1926, une suspension de conidies sur des feuilles d'un pied empoté d'*Ajuga reptans* ; les premiers symptômes typiques se sont manifestés le 7 juillet, et la maladie a évolué comme dans la nature.

J'étudierai, en fin de compte, une autre espèce, se distinguant fondamentalement par ses caractères biologiques de tous les autres *Ramularia* considérés : c'est le *Ramularia Uredinis*.

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et du $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ à 1 p. 100.

16. — *Ramularia Uredinis* Voss.
(Fig. XIX et XX.)

Cette espèce m'a été communiquée par M. R. MAIRE, qui l'avait trouvée sur *Hypericum humifusum* et *H. pulchrum*, infectés par *Melampsora Hypericorum* D. C. Le parasite présente la particularité intéressante d'être limité aux sores de l'*Uredinée* et de ne jamais s'attaquer directement aux tissus de l'hôte phanérogame; il faut, par conséquent, le qualifier d'hyperparasite.

A l'œil nu, il se présente sous forme de petites efflorescences blanches, cotonneuses, qui s'étalent sur les fructifications urédiniennes, dans toute leur largeur.

A l'aspect extérieur du *Ramularia Uredinis* correspondent tout à fait ses caractères microscopiques. Par contraste avec les autres *Ramularia*, l'hyperparasite est réduit à l'état de simple *Hyphomycète*.

Il joue un rôle tout à fait subordonné à l'intérieur du mésophylle, entièrement occupé par l'*Uredinée*. Le plectenchyme massif, constitué par la Rouille, est parcouru, çà et là, par les filaments grêles du *Ramularia Uredinis*. La partie intramaticale de la sore ne se distingue, par conséquent, pas essentiellement des sores normales.

Par contre, leurs parties périphériques constituent les véritables foyers de l'hyperparasite. Il couvre d'un enchevêtrement irrégulier de filaments les urédospores en maturation et amène leur disparition complète. Seules les enveloppes des sores résistent à son action destructrice (fig. 1, Fig. XX) (1).

D'autre part, l'influence exercée par son milieu très particulier sur le *Ramularia Uredinis* est très frappante. Réduit à

(1) L'interprétation du *Ramularia Uredinis* comme véritable hyperparasite n'est pas confirmée par des observations de PETRACK. Cet auteur a étudié une espèce voisine, le *Ramularia Coleosporii*, qui infecte des *Coleosporium*, parasites d'hôtes phanérogamiques de parenté plus ou moins éloignée. PETRACK a constaté que le *R. Coleosporii*, développé à des stations ombragées, peut aussi envahir directement les feuilles de son hôte, sans l'intervention de la Rouille. Pour concilier mon interprétation avec celle de PETRACK, on pourrait admettre qu'il y a une certaine gradation de l'hyperparasitisme. Le sujet mériterait une reprise.

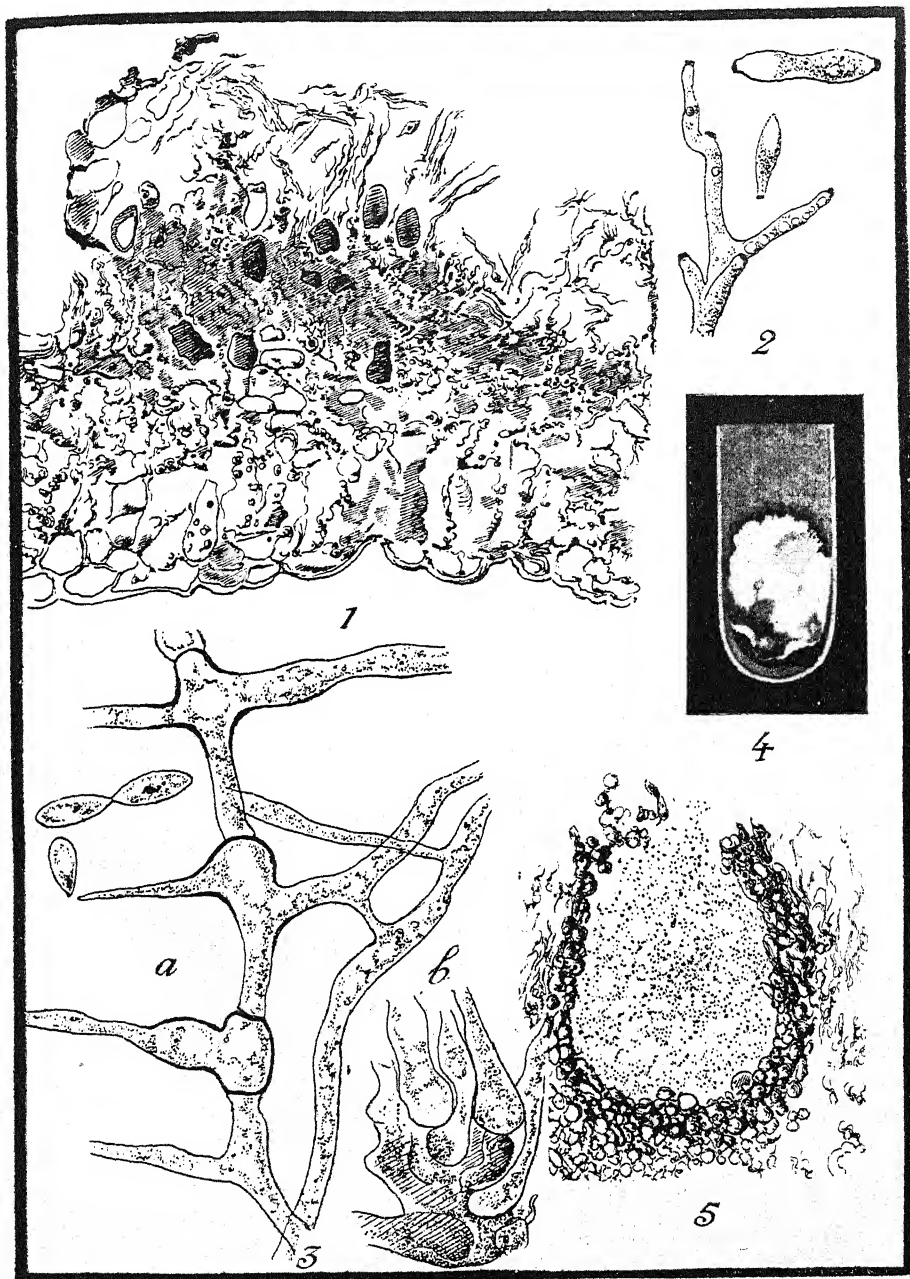


Fig. XIX. — *Ramularia Uredinis*. — 1, Colonie parasitant le *Melampsora Hypericorum* ; 2, Pointe d'un filament conidifère et conidies (nature) ; 3, Mycélium sur lame ; 4, Culture en tube ; 5, Pycnide en culture. (Gross. : 220, 750, 750, 1, 220.)

l'état d'*Hyphomycète*, il ne produit nulle part de véritables conidiophores. Ses filaments conidifères sortent isolément des sores parasitées. De leurs sommets, fréquemment ramifiés, naissent des conidies unicellulaires et fusiformes mesurant $10\ \mu$ en moyenne (fig. 2, Fig. XIX).

Ramification abondante dans tous les sens et production de conidies unicellulaires caractérisent aussi le mycélium en cultures sur lames (fig. 3). D'autre part, l'épaississement local des parois brunies et leurs fréquentes anastomoses, surtout dans les parties anciennes du mycélium, confèrent aux colonies un aspect tout particulier.

Par contre, les cultures en tubes ne se distinguent pas essentiellement de celles des autres espèces. Le parasite produit des colonies cotonneuses, blanches ou grises, entourées d'une marge noire (fig. 4) (1) ou rose en présence de $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$. Au microscope, on reconnaît, dans la plupart des cas, un plectenchyme brun, stérile. En présence de KNO_3 et surtout de peptone, il renferme des carpophores endosporés, inconnus jusqu'ici chez *Ramularia Uredinis*. Ce sont les pycnides.

Ces organes atteignent leur maturité en présence de glucose à 1 p. 100 additionné de peptone à 0,1 p. 100. Une enveloppe brune, de forme régulière, englobe de minimes spores bactériiformes (fig. 5). Le tissu sporigène reste plus ou moins rudimentaire, lorsqu'on diminue à 0,1 p. 100 la concentration de la glucose. Quand on substitue à la peptone le KNO_3 , les pycnides se réduisent à l'état de glomérules. Elles se présentent, sous cette même forme, sur agar de malt glucosé.

La découverte, en milieu de culture, des pycnides du *Ramularia Uredinis* a été confirmée par l'étude du matériel hiberné :

Dans les feuilles mortes d'*Hypericum pulchrum*, l'hyperparasite s'étend au delà des plages, occupées par les sores de la Rouille. La vigueur du *Ramularia* semble augmenter; il en résulte parfois le dépérissement des ramules de l'hôte infecté par deux parasites.

L'étude microscopique du matériel hiberné m'a montré les

(1) Culture sur gélose synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de la peptone à 0,1 p. 100.

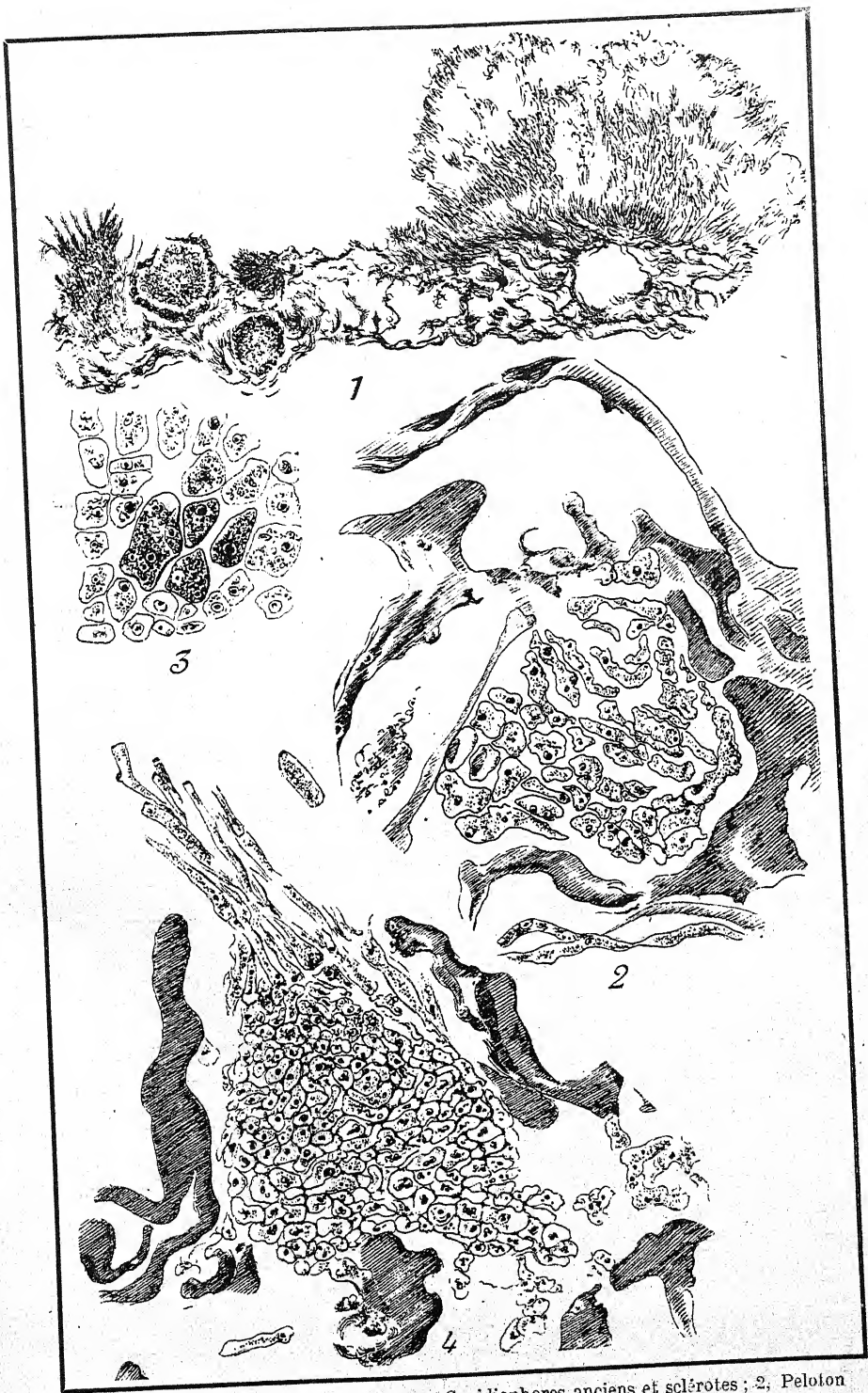


Fig. XX. — *Ramularia Uredinis*. — 1, Conidiophores anciens et sclérotés; 2, Peloton épidermique; 3, Centre différencié de sclérote; 4, Sclérote bourgeonnant. (Gross.: 140, 1700, 1700, 975).

faits suivants : des stromes de l'Uredinée il ne subsiste que des traces, entièrement désorganisées par l'hyperparasite (Fig. XX, fig. 1). Celui-ci s'infiltré dans tout le mésophylle, qui lui demeurerait inaccessible dans la feuille vivante. Son mycélium qu'on trouve partout, au delà des plages rouillées, se condense ensuite en dessous de l'épiderme sous forme de petits pelotons circulaires (fig. 2). Ces derniers peuvent évoluer de deux façons différentes : ou bien leurs parois cellulaires brunissent et les pelotons se transforment en *sclérotés*. Ceux-ci peuvent mûrir dès l'automne, lorsqu'on place le matériel dans une atmosphère humide. On voit alors s'allonger leurs parties apicales, constituant des filaments conidifères qui, à leur tour, donnent des conidies, identiques aux conidies d'été (fig. 4).

Scélérification et extension du mycélium s'accroissant davantage au courant de l'hiver. L'hyperparasite domine finalement et fait disparaître toute trace de la Rouille, adaptée uniquement à l'hôte vivant.

Le strome, plus ou moins évolué du *Ramularia Uredinis*, peut aussi donner naissance à des *pynides*. Celles-ci se distinguent des sclérotés par la différenciation précoce de leur partie centrale, constituant le tissu sporigène. Disposées concentriquement, ces cellules sont caractérisées par l'abondance du protoplasme et la grandeur des noyaux (fig. 3). L'évolution des pynides se fait, par conséquent, tout à fait comme en milieu artificiel.

Voilà mes observations relatives au *Ramularia Uredinis*. Si la simplification de ses conidiophores peut être attribuée à l'homogénéité de son milieu, constitué par les sores du *Melampsora hypericorum*, il existe finalement des cas, très intéressants, où il y a avortement complet de certains organes. J'ai déjà signalé le fait que beaucoup de *Ramularia* ont la tendance à réduire leurs *périthèces* ; chez d'autres, ce sont les *sclérotés* qui disparaissent entièrement. Je cite le cas du *Ramularia Geranii pusilli*. Cet avortement est en rapport avec les caractères biologiques de l'hôte. Vu la présence de feuilles vertes pendant tout l'hiver, le parasite

peut s'y maintenir à l'aide de ses conidies, sans l'intervention des sclérotés.

17. — *Ramularia Parietarizæ* Passer.

Pareille réduction a été constatée dans une autre espèce, le *Ramularia Parietarizæ*, parasite du *Ramularia ramiflora* (Voir *Annales des épiphyties*, 1926). Cette plante vivace végète dans un climat océanique, où elle produit des feuilles vertes pendant toute l'année.

Quant au parasite, il présente la particularité intéressante de maintenir ses conidiophores pendant l'hiver, non seulement sur les feuilles vivantes, mais aussi sur les feuilles mortes. La production des conidies prend même de l'extension après la chute des feuilles.

J'ai complété mes observations par l'étude du parasite cultivé sur les milieux les plus variés. Le Champignon, peu sensible à l'action de son milieu nutritif, présente quelques variations de teinte ; mais il ne forme nulle part des organes reproducteurs autres que des conidies.

Voilà mes constatations relatives au genre *Ramularia*. Quelques remarques encore sur le :

18. — *Phyllosticta Antirrhini*.

(Fig. XXI.)

J'ai eu l'occasion, à plusieurs reprises, de constater que des pycnides appartenant à des *Ramularia* ont été attribuées par les auteurs au genre *Phyllosticta*. Ceci m'a amené à étudier, à titre de comparaison, les réactions du *Phyllosticta Antirrhini*, dont une culture m'avait été envoyée par le « Central-bureau vor Schimmelkulturen de Baarn » (1).

Inoculé sur la série des milieux synthétiques, le Champignon produit exclusivement du mycélium blanc et coton-

(1) Je suis heureux d'en exprimer mes meilleurs remerciements à M^{lle} J. WESTERDYK, directrice de cet Institut.

neux, lorsqu'en présence de KNO_3 à 1 p. 100 la concentration de la glucose est à 1 p. 100 (fig. 1, Fig. XXI); au contraire, avec de la glucose à 0,1 p. 100, les pycnides prédominent (fig. 2); le mycélium est également cotonneux sur glucose à

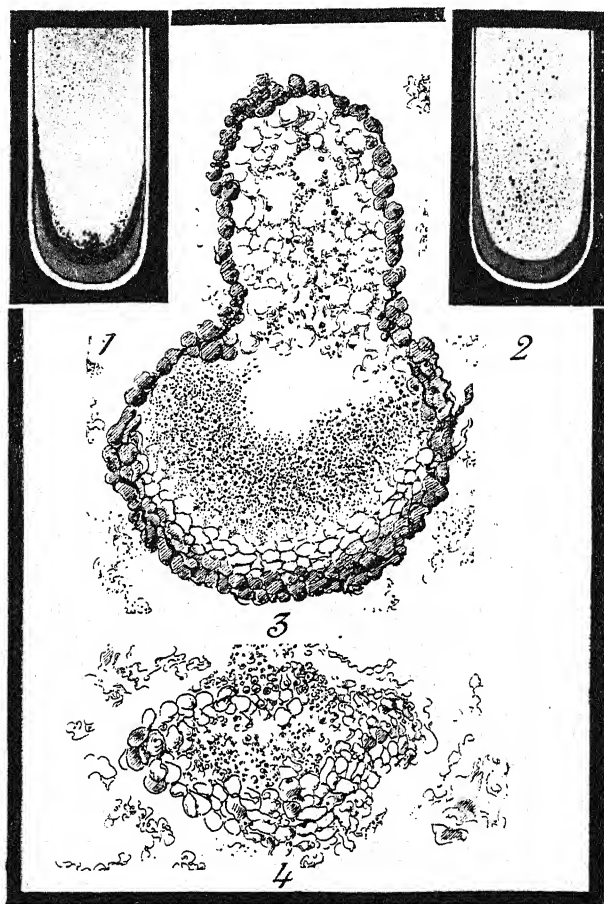


Fig. XXI. — *Phyllosticta Antirrhini*. — 1-2, Cultures en tubes (gr. nat.); 3-4, Pycnides cultivées. (Gross.: 220.)

1 p. 100, en présence de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, glabre et luisant en présence de glucose à 0,1 p. 100; le $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ entrave complètement la production des pycnides. L'influence de la concentration de la glucose est moins nette, lorsqu'on la combine à un sel azoté organique. Partout le mycélium aérien semble prédominer.

L'étude microscopique démontre cependant que la plupart de ces milieux renferment des pycnides, dissimulées sous le mycélium cotonneux; leur différenciation dépend essentiellement de leur nutrition; elles sont munies d'un bec, en présence de glucose à 1 p. 100 additionnée de peptone à 1 p. 100 (fig. 3), réduites à l'état de glomérules, moins réguliers, en présence de peptone à 0,1 p. 100 (fig. 4). Sur milieu à asparagine, ou lorsqu'on remplace la glucose par un mélange de maltose ou de xylose, les résultats sont analogues. A l'état mûr, les pycnides produisent des spores bactérioides.

Toutes ces modifications des pycnides et leurs transformations en sclérotés ne peuvent être considérées comme anomalies. GUBA a signalé des stades analogues dans la nature, sur un *Phyllosticta*, parasite des feuilles de Pommiers.

De ce qui précède il résulte que les réactions à l'influence du milieu sont identiques chez le *Phyllosticta* et chez le *Ramularia*.

Dans ce même ordre d'idées, je cite les observations de POLACCI, qui insiste sur l'étroite analogie entre les réactions en milieu de culture des *Phyllosticta* et celles des *Ascochyta*. J'ai pu vérifier ses indications par l'étude de l'*Ascochyta clematidina*. Inutile d'insister sur les détails. Les réactions de cette espèce (1) sont exactement pareilles à celles que j'ai signalées pour le *Phyllosticta Antirrhini*.

OVULARIA

Au genre *Ramularia* se rattache de près le genre *Ovularia*. Les études à son sujet sont bien moins nombreuses. Il en résulte cependant que la séparation des deux genres est délicate. Comme caractère distinctif, il faudrait retenir, pour l'*Ovularia*, la présence de conidies unicellulaires, jamais bicellulaires, et non ramifiées en chaînes, ni en milieu artificiel, ni en milieu naturel. Autrement dit, les caractères génériques de l'*Ovularia* seraient essentiellement négatifs.

(1) La culture provenait également de Baarn.

Pour mettre en évidence les rapports étroits entre le genre *Ramularia* et le genre *Ovularia*, il suffit de citer quelques observations de LAIBACH sur *Ovularia obliqua*. Cette espèce produit un mycélium intercellulaire, massé principalement dans les cavités stomatiques, d'où sortent les conidiophores; comme organes d'hibernation, on lui connaît des sclérotés, réunis par tous les termes de transition aux périthèces normaux. En culture, le Champignon donne un mycélium blanc, cotonneux, producteur de conidies souvent disposées en chaînes primitives.

Voilà comment se présente, en grandes lignes, le cycle évolutif de l'*Ovularia obliqua*. Les analogies avec les caractères d'un *Ramularia* se poursuivent jusque dans les moindres détails. Malgré tout, LAIBACH propose de maintenir la séparation des deux genres; nous verrons, dans ce qui suit, jusqu'à quel degré cette opinion est légitimée.

Tout d'abord, on peut distinguer parmi les espèces d'*Ovularia* celles qui produisent des périthèces et les autres, bien plus fréquentes, qui ont une tendance à les réduire.

19. — *Ovularia haplospora* (Speg.) Mag. (Fig. XXII.)

Dans le premier groupe se range *Ovularia haplospora*, parasite très répandu des feuilles d'*Alchemilla vulgaris*. La présence de périthèces a été démontrée tout récemment par VASSILIEVSKY, de Leningrad, qui a publié des études analogues aux miennes « sur la morphologie et la biologie des *Ovularia*, parasites des *Alchemilla* ». N'ayant pu me procurer ce travail, malgré mes efforts réitérés, je n'en connais les résultats que par un court résumé.

Voici donc mes propres observations au sujet de l'*Ovularia haplospora*. Ce parasite se trouve de préférence sur des prairies humides et ombragées, où le développement des *Alchemilla vulgaris* est luxuriant. Il produit sur leurs feuilles des taches d'un brun rougeâtre, circulaires au début. Le centre de ces plages devient plus clair; au fur et à mesure qu'elles s'élargissent, elles se couvrent, sur leur face inférieure, d'un

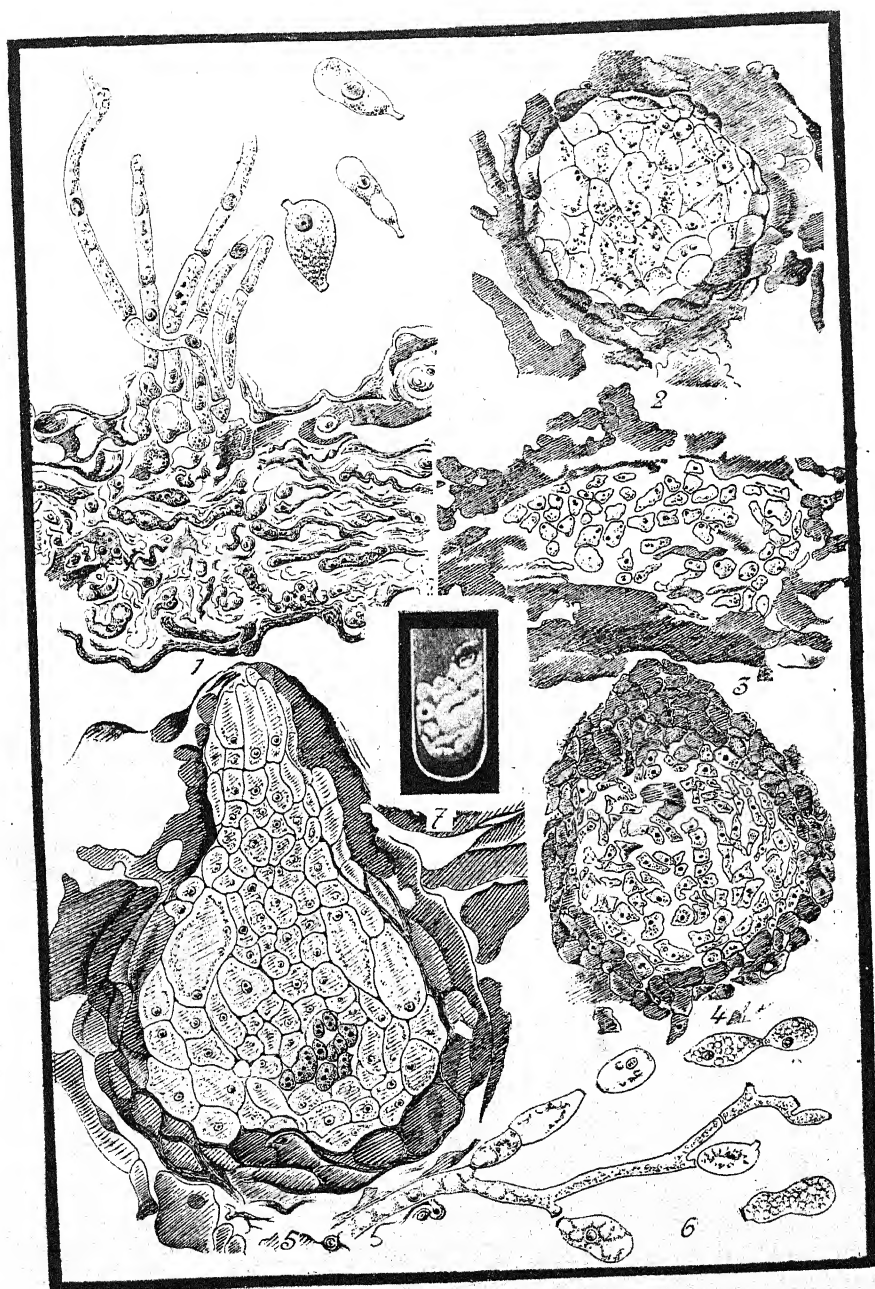


Fig. XXII. — *Ocularia haplospora*. — 1, Conidiophore; 2, Sclérote; 3-4, Évolution des pycnides; 5, Ébauche de périthèce (nature); 6, Mycélium sur lame; 7, Culture en tube. (Gross.: 560, 400, 730, 730, 560, 560, 1.)

duvet grisâtre de conidies. Elles l'envahissent en totalité, une fois que la feuille a dépéri.

Le mycélium d'*Ovularia haplospora*, constitué de filaments variqueux, à gros noyaux, remplit entièrement les tissus nécrosés. Il se masse à l'intérieur des cellules épidermiques et donne des conidiophores, de structure primitive, les filaments conidifères étant cloisonnés comme le mycélium. A leur sommet naissent des conidies qui se distinguent des conidies du *Ramularia* uniquement par leur forme subsphérique (fig. 1, Fig. XXII).

Dans les feuilles mortes on trouve, ensuite, des sclérotés étroitement figés aux tissus dégénérés (fig. 2) ; en outre, il y a des îlots d'hyphes lâchement enchevêtrées (fig. 3), qui s'entourent, au cours de leur développement, d'une enveloppe plus massive (fig. 4). Ainsi s'ébauchent les pycnides qui atteignent leur maturité au printemps. D'autres, complètement stériles, ne renferment plus du tout d'éléments sporogènes.

On découvre finalement, dans les feuilles infectées, de jeunes périthèces, différents des sclérotés par leur taille et par leur forme. Dès le mois de décembre, leur partie apicale est effilée en bec, et leur partie basale renferme des ascogones constitués de cellules binucléées (fig. 5).

Malgré leur différenciation, la plupart des ébauches n'atteignent pas leur maturité. Leur fonction est de produire des filaments conidifères à la façon des conidiophores.

En ce qui concerne les cultures sur lames, le Champignon produit un mycélium ayant la même structure qu'en milieu naturel. Parfois les hyphes se différencient, à la manière de filaments conidifères. Elles donnent alors, par ramification sympodique, des conidies disposées en chaînes courtes, tout à fait analogues à celles qu'on trouve sur les feuilles (fig. 6).

Ces conidies, d'autre part, sont particulièrement nombreuses sur milieux synthétiques, renfermant comme source d'azote du KNO_3 . Elles sont moins abondantes avec peptone et asparagine et font complètement défaut en présence de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$. L'éclairage n'influe pas sur leur production,

comme le montrent les cultures à l'obscurité. Partout c'est le même feutre blanc, étendu (fig. 7) (1).

Des coupes, faites dans des colonies sur milieux synthétiques, confirment les résultats de l'observation directe. L'*Ovularia haplospora* donne, en présence de glucose à 0,1 p. 100 et de peptone à 1 p. 100, des glomérules bruns de forme irrégulière. C'est le milieu de prédilection de ces organes que je n'ai retrouvés nulle part ailleurs.

J'ai essayé, en vain, de stimuler leur production, en variant la composition des milieux synthétiques, en augmentant, par exemple, à 2 p. 100, la teneur en phosphates et en nitrates ; les résultats n'ont pas été plus encourageants sur milieux à décoctions ou sur milieu de *Sabouraud* ou enfin, sur tiges de Légumineuses combinées à l'agar de malt. Ces faits démontrent que l'incapacité de l'*Ovularia haplospora* de produire des sclérotés en culture est bien un caractère physiologique, sur lequel l'influence du milieu n'a pas de prise.

20. — *Ovularia Bistortæ* Fuck. (Fig. XXIII.)

A l'*Ovularia haplospora* se rattache de près, par ses réactions, l'*Ovularia Bistortæ*, parasite du *Polygonum bistorta*. Les renseignements que j'ai pu obtenir sur sa biologie sont malheureusement incomplets, les matériaux ayant déperî en grande partie pendant l'hibernation. Néanmoins, mes observations, relatives à sa culture, me semblent présenter de l'intérêt et mériter de nouvelles études.

Les plages foliaires, envahies par le parasite, sont circulaires et purpurines au début ; elles prennent ensuite une forme irrégulière et une teinte jaune-ocre. On y trouve des conidiophores très nombreux, qui prennent naissance au niveau de l'épiderme et qui se ramifient en un système de filaments grêles (fig. 1, Fig. XXIII). La ramification, abondante en branches très fines, qui caractérise aussi le mycélium végétatif, présente un intérêt biologique particulier.

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et de la peptone à 1 p. 100.

D'après ce que montre l'étude microscopique des plages, d'infection récente, les hyphes s'insinuent, par leurs extrémités effilées, dans les espaces intercellulaires (fig. 2), percent les membranes et constituent, à l'intérieur des cellules, un réseau extrêmement délicat (fig. 3). Le parasite englobe de cette façon le contenu cellulaire et s'attaque finalement au noyau, qu'il désorganise à bref délai (fig. 4).

Ce même caractère spécifique se manifeste en culture sur lames. Les branches latérales des hyphes s'amincissent subitement en files extrêmement grêles (fig. 5). Sur les parties anciennes naissent les conidies unicellulaires, rétrécies au centre, exactement pareilles à celles qu'on trouve dans la nature.

En tubes, *Ocularia Bistortæ* forme un mycélium aérien, cotonneux, très étendu, qui communique une coloration noire au milieu de culture (fig. 6) (1). Ces colonies ressemblent, par leur port, beaucoup à celles d'*Ocularia haplospora*. Il en est de même quant à leurs réactions; celles-ci sont indépendantes de la nature de la source azotée. J'ai observé des différences quantitatives entre les colonies, déterminées par la concentration de la glucose.

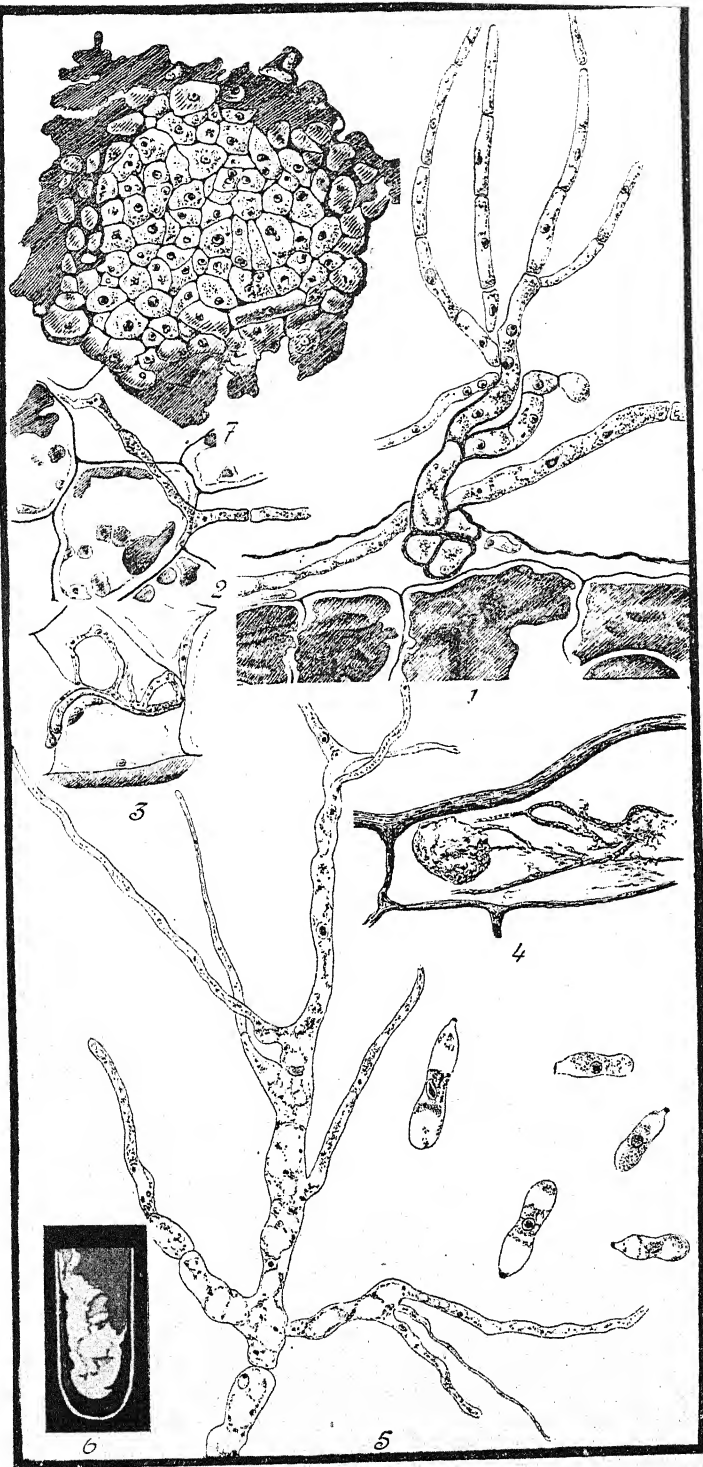
L'étude microscopique a entièrement confirmé ce que laissait prévoir l'observation directe. Dans toutes les cultures, on voit prédominer le mycélium aérien, condensé en plectenchyme plus ou moins massif. En présence de KNO_3 à 1 p. 100, il se dissocie en ilots séparés, qui cependant ne prennent nulle part une forme régulière. Aucun des divers milieux, cités dans le chapitre précédent, ne m'a donné de véritables sclérotés.

Comme organes d'hibernation du parasite, j'ai observé des sclérotés situés à l'intérieur des feuilles. Ceux-ci sont ou bien uniformément bruns, ou bien ils renferment, dans une enveloppe brune, des cellules riches en protoplasme (fig. 7).

J'ai trouvé, une seule fois, à côté des sclérotés, un périthèce qui n'avait pas encore atteint sa maturité complète.

La rareté de ces organes, par rapport aux sclérotés, me porte

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et du KNO_3 à 1 p. 100.



XXIII. — *Ovularia Bistorta*. — 1, Conidiophore; 2-4, Mycélium (nature); 5, Mycélium et conidies (sur lame); 6, Culture en tube. (Gross. : 560, sauf fig. 6 : 1.)

à croire qu'ils jouent un rôle subordonné dans l'hibernation du parasite. Le mauvais état de mon matériel m'a empêché de continuer mes observations.

21. — *Ovularia bulbigera* Sacc.

(Fig. XXIV.)

Ovularia bulbigera est un parasite du *Sanguisorba minor* et du *Sanguisorba officinalis*. Il produit, à la face supérieure de leurs feuilles, des petites taches elliptiques, bordées d'un liséré brun rougeâtre.

Les infections sont nombreuses sur les dents foliaires, où se maintiennent le plus longtemps les gouttes de pluie, chargées de germes.

Dans les plages ainsi attaquées, on observe, du côté inférieur, l'apparition de duvets grisâtres, visibles même pendant les périodes pluvieuses de l'hiver.

Le mycélium du parasite est difficile à repérer dans les tissus gonflés et désorganisés ; on y distingue bien mieux les conidiophores. Ceux-ci sont constitués d'un plectenchyme, étroitement figé aux débris cellulaires, d'où s'élève un faisceau de filaments producteurs de conidies unicellulaires, globuleuses ou ovales (10 μ) (fig. 1, Fig. XXIV).

Comme organes d'hibernation, j'ai pu mettre en évidence des sclérotés, formés de grandes cellules polygonales non différenciées (fig. 2). Placés dans des conditions favorables d'humidité et de chaleur, leurs éléments périphériques s'allongent en filaments, assimilables, selon toute évidence, à des filaments conidifères. Ce phénomène s'observe dès le mois de décembre. Vers le printemps, au contraire, le nombre des sclérotés va en diminuant, et en mai on n'en trouve plus que des rudiments (fig. 3).

Cette observation me porte à croire que l'*Ovularia bulbigera* est en voie d'abandonner son mode d'hibernation par sclérotés. Il se maintiendrait plutôt à l'aide de ses conidies, capables d'infecter des feuilles vertes pendant tout l'hiver.

Par contre, je n'ai pu trouver, dans mes matériaux hibernés, trace de périthèces. Ces organes avaient été signalés

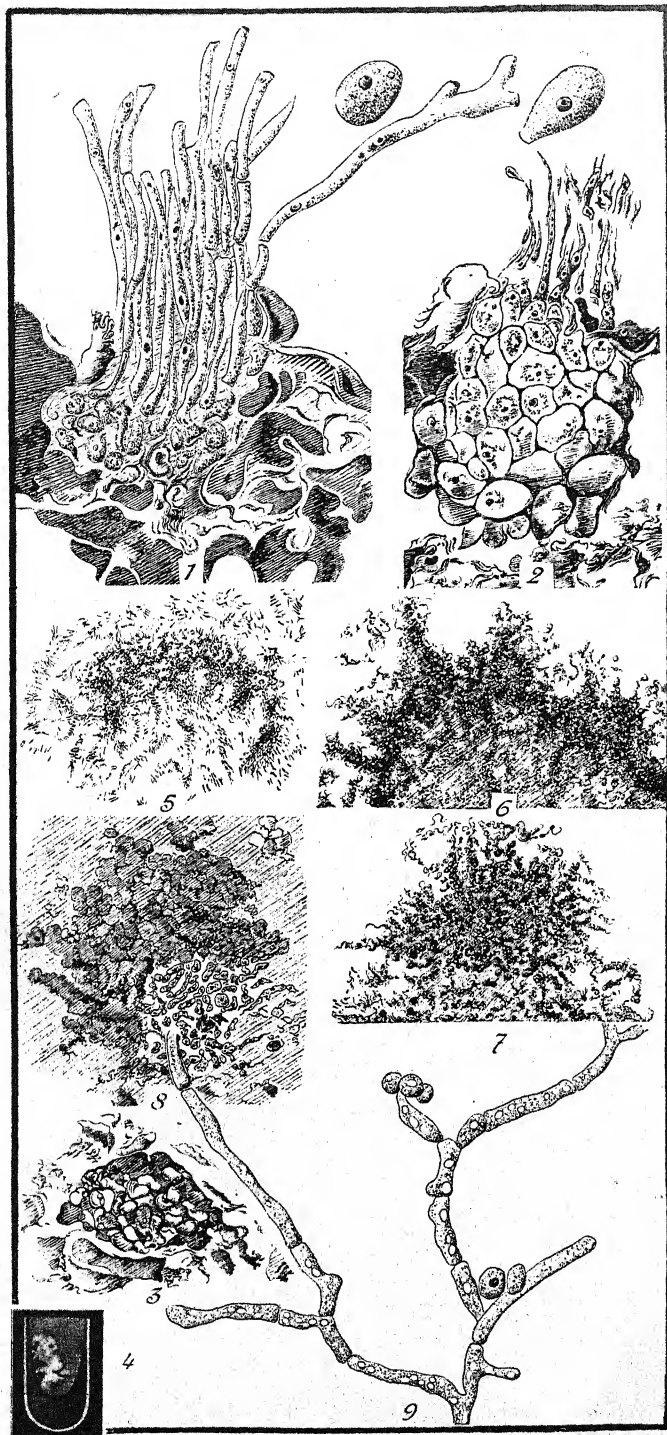


Fig. XXIV. — *Ovularia tulbigera*. — 1, Conidiophore; 2, Sclérote; 3, Glomérule (nature); 4, Culture en tube; 5-8, Glomérules et ébauche de pycnide (cultures); 9, Mycélium sur lame. (Gross. : 500, 500, 500, 4, 36, 36, 60, 330, 500.)

par FÜCKEL et plus tard par LAIBACH. Ces auteurs les assimilent au *Mycosphaarella pseudomaculiformis* et le considèrent comme représentant la forme parfaite d'*Ovularia bulbigera*.

La tendance du Champignon à réduire les sclérotés se manifeste aussi en culture. Malgré les nombreuses modifications apportées à la composition des milieux, l'aspect des colonies est relativement uniforme. Elles restent toujours petites et sont constituées d'un mycélium aérien tantôt blanc, tantôt grisâtre (fig. 4) (1). Nulle part on n'y découvre des sclérotés.

Pourtant, dans certaines conditions, les hyphes, incolores en général, peuvent former un pigment brun. Ces cellules brunes sont disposées en arcs, tantôt isolés [par exemple, en présence de glucose à 0,1 p. 100 + peptone à 1 p. 100 (fig. 5)], tantôt continus (par exemple, en présence de glucose à 1 p. 100 + $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$ à 0,1 p. 100) (fig. 6), ou bien massés en glomérules, faisant saillie à la surface de la gélose (par exemple, sur glucose à 1 p. 100 + KNO_3 à 0,1 p. 100 (fig. 7). L'emploi de milieux à décoctions, tels que de gélose de Carottes, de Pommes de terre, de Riz, de gruaux d'Avoine, n'a pas sensiblement modifié l'aspect de ces organes.

A force d'efforts, j'ai trouvé finalement dans l'agar à 1 p. 100 de farine de maïs le milieu le plus favorable. Les glomérules qu'on y rencontre ont encore une forme irrégulière, mais présentent une différenciation très nette entre l'enveloppe brune d'une part et le tissu sporigène de l'autre (fig. 8).

Les résultats de mes cultures indiquent que l'*Ovularia bulbigera* peut, dans certaines conditions, donner des pycnides. Mais, dans la plupart des milieux, celles-ci sont réduites à l'état de glomérules et même d'amas, plus ou moins réguliers, de cellules brunes.

En ce qui concerne les cultures sur lames, j'y ai observé un mycélium très ramifié, producteur d'éléments globuleux, qu'on pourrait considérer comme conidies rudimentaires (fig. 9).

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et de la peptone à 1 p. 100.

Les *Ovularia*, dont je viens de signaler les réactions, se caractérisent donc par l'absence ou la réduction des pycnides en milieu artificiel. On pourrait admettre qu'ils les remplacent, dans la nature, par des périthèces ou bien qu'ils se maintiennent par les conidies, vu la possibilité de les produire pendant l'hiver sur les feuilles vertes.

D'autres espèces, au contraire, donnent volontiers des sclérotés en culture et réagissent avec force et spontanéité à l'action du milieu.

Ces espèces habitent des feuilles fragiles, comme les *Ramularia* correspondants. Il y a donc, pour le genre *Ovularia*, la même corrélation intéressante entre la réaction du Champignon au milieu artificiel et son comportement en milieu naturel.

L'étude, en particulier de l'*Ovularia sphæroidea*, en fournit une preuve éclatante.

22. — *Ovularia sphæroidea* Sacc.

(Fig. XXV et XXVI.)

Cette espèce a été signalée sur *Lotus corniculatus* et sur *Lotus uliginosus* ; je l'ai trouvé exclusivement sur *L. uliginosus*, dont elle attaque principalement les feuilles supérieures jeunes. Celles-ci brunissent et se dessèchent partiellement et tournent vers le haut leur face inférieure, toute saupoudrée de conidies. Par le fait, les plantes malades présentent un aspect très particulier, frappant de loin.

Le mycélium du parasite produit, à l'intérieur des cellules épidermiques, des conidiophores, constitués d'un faisceau de filaments courts et trapus (fig. 1, Fig. XXV). Il peut aussi se condenser en glomérules plus consistants, qui représentent les ébauches de sclérotés (fig. 2). A l'état mûr, ces sclérotés présentent une forme régulièrement ovale. Leur centre est différencié en éléments plus petits et plus foncés, qui se détachent de l'enveloppe brunâtre à grosses cellules polygonales (fig. 3).

A côté des sclérotés, on trouve des glomérules moins massifs, également globuleux, mais constitués de petites cellules

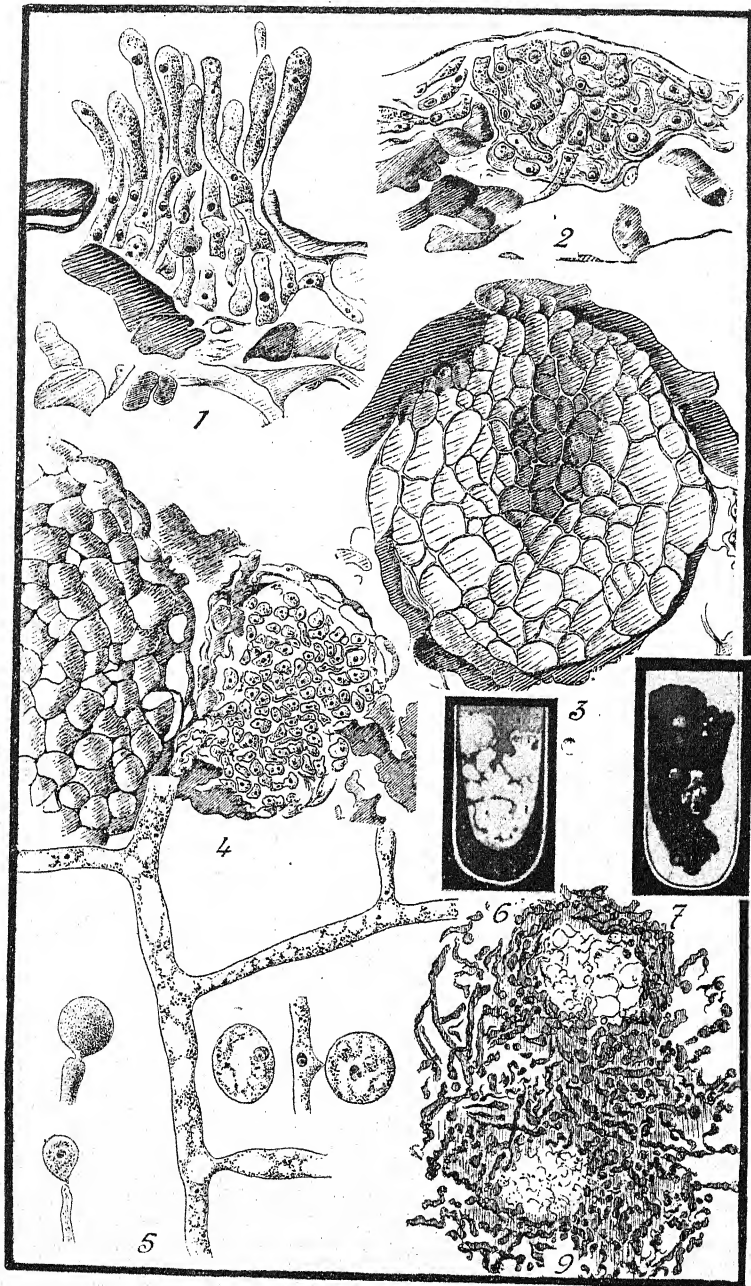


Fig. XXV. — *Ovularia spharoides*. — 1, Conidiophore; 2-3, Évolution des sclérotés; 4, Sclérote et pycnide; 5, Culture sur lame; 6-7, Cultures en tubes; 9, Sclérote (culture). (Gross.: 1-5: 750; 6-7: 1; 9: 170.)

uninucléées. Leur connexion avec les sclérotos ressort de la figure 4, qui représente un stade d'hibernation, trouvé en mai; je considère ces organes comme ébauches de pycnides. On en ignorait l'existence.

La connexion génétique des sclérotos avec des pycnides est prouvée, d'autre part, par les résultats de mes cultures.

Sur lames, on observe un mycélium très ramifié, renfermant de nombreuses vacuoles. A l'extrémité de courtes branches latérales se constituent des conidies globuleuses, très typiques (fig. 5).

Cultivé en tubes, le parasite donne volontiers soit des sclérotos, soit des conidies. Il s'adapte mieux au milieu artificiel que l'*Ovularia bulbifera*, ce dont témoignent les dimensions de ses colonies, bien plus grandes que chez cette espèce. Ces colonies présentent un aspect très différent, suivant la nature du milieu : cotonneuses et blanches en présence de glucose à 0,1 p. 100 (fig. 6) (1), elles deviennent granuleuses et grises, lorsqu'on décuple la quantité du sucre (fig. 7) (2). Intervient ensuite la nature de la source azotée. Celle-ci influe principalement sur l'aspect microscopique des colonies, et tout particulièrement sur la structure des sclérotos. Ces organes se trouvent sur tous les milieux, mais ils présentent une structure plus ou moins évoluée : simples pelotons de filaments bruns, renfermant des spores bactérioides, en présence de $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$ (fig. 8, Fig. XXVI) (3), ils sont plus différenciés avec asparagine. Le peloton renferme à son intérieur des loges à grandes cellules transparentes (fig. 9, Fig. XXV). Celles-ci, en présence de KNO_3 , peuvent se fragmenter en cellules bactérioides (fig. 10, Fig. XXVI). Enfin, sur gélose renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de la peptone à 1 p. 100, le plectenchyme brun constitue des sclérotos isolés, dont l'enveloppe se détache nettement du tissu sporigène à cel-

(1) Culture sur gélose synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et de la peptone à 1 p. 100.

(2) Culture sur gélose synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de la peptone à 0,1 p. 100.

(3) Culture sur gélose synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 + $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$ à 0,1 p. 100.

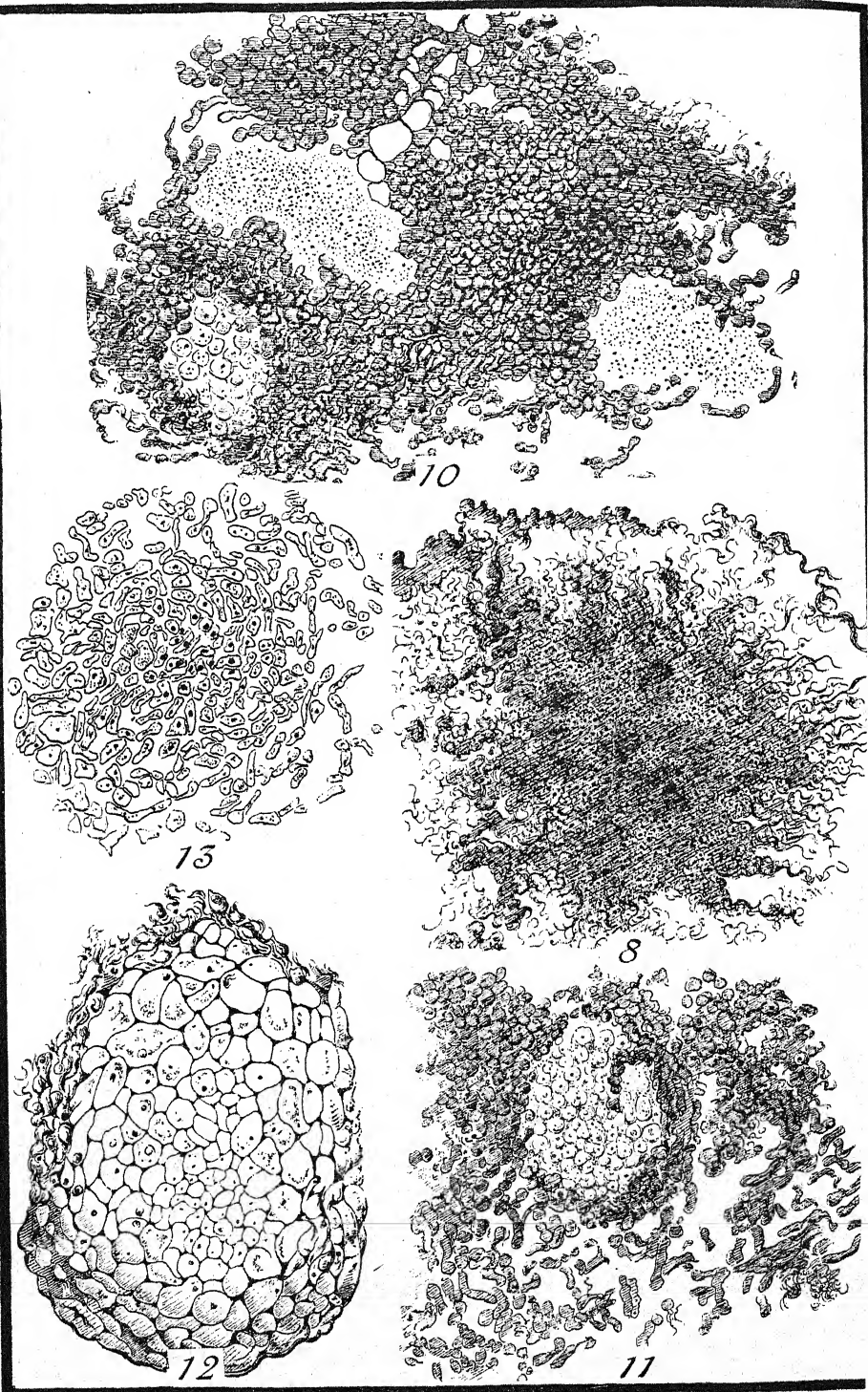


Fig. XXVI. — *Ocularia sphæroidea*. — Fig. 8, 10-13, Glomérules, sclérotés et pycnides cultivés. (Gross. : fig. 8 : 91 ; fig. 10-13 : 220.)

lules globuleuses (fig. 11). Sur ce milieu, les pycnides ressemblent le plus à celles se développant dans la nature.

Pour me rapprocher davantage des conditions normales, j'ai appliqué de nouvelles modifications à mes milieux de culture, en remplaçant cette fois-ci la glucose par d'autres hydrates de carbone. Or, la substitution à la glucose d'un mélange équivalent de xylose et de maltose n'influe pas beaucoup sur l'aspect extérieur des colonies.

Mais l'observation microscopique montre que les sclérotés sont de plus grande taille et qu'ils sont mieux différenciés. La figure 12, qui représente un sclérote cultivé en présence de maltose et de xylose à 0,1 p. 100 et de peptone à 1 p. 100 en fournit la preuve. L'enveloppe brune englobe un plectenchyme de structure très régulière, dont les cellules diminuent de taille vers l'intérieur.

En ce qui concerne les milieux à décoctions, ils sont généralement inférieurs aux milieux synthétiques. Néanmoins, sur décoction à 1 p. 100 de farine de maïs gélosée, on observe des glomérules constitués d'un plectenchyme lâche sans enveloppe (fig. 13). La présence, au centre de ces glomérules, de cellules riches en protoplasme, me permet de les assimiler aux ébauches de pycnides, représentées par la figure 4 (Fig. XXV).

23. — *Ovularia alpina* Massal. (Fig. XXVII.)

A l'*Ovularia sphæroidea* se rattache de près une autre espèce, trouvée sur les feuilles d'*Alchemilla alpina* ; elle se distingue essentiellement de l'*Ovularia haplospora*, sur *Alchemilla vulgaris*, par ses réactions en culture : l'une produit très volontiers ses sclérotés en milieu artificiel, l'autre n'en forme jamais.

L'*Ovularia alpina* a été étudié par VASSILJEWSKY, dont les résultats me sont demeurés inconnus.

La présence du parasite se manifeste par l'apparition, à la face supérieure des limbes, de taches brun foncé, limitées primitivement par les nervures. Cette teinte se transmet peu à peu aux parties voisines, et les feuilles, ainsi attaquées,

périssent prématurément. A l'intérieur des cellules épidermiques dégénérées, on trouve des bourrelets bruns plectenchymateux, constituant la partie basale des conidiophores ; ceux-ci s'allongent en filaments conidifères (fig. 1, Fig. XXVII), qui produisent des conidies unicellulaires, légèrement contractées au centre, et mesurant 13μ en moyenne. Ensuite, après la chute de la feuille, il se constitue des sclérotés, dont l'enveloppe, plus ou moins régulière, se soude étroitement aux débris brunis des tissus (fig. 2). Ces sclérotés peuvent aussi évoluer en pycnides à microspores. Parfois leur tissu sporigène est comme dégénéré (fig. 3).

Mes expériences de culture m'ont permis de fournir de plus amples détails sur les carpophores d'*Ovularia alpina*.

En ce qui concerne les cultures sur lames, le Champignon donne un mycélium producteur de conidies, identiques à celles se constituant dans la nature (fig. 4).

En tubes les colonies se présentent généralement sous forme d'amas blancs velouteux (fig. 5) (1) ; elles ont, au contraire, une surface glabre et une teinte rose lorsque, en présence de glucose à 1 p. 100, la concentration de la substance azotée est augmentée à 1 p. 100 (fig. 6) (2).

Voici comment se manifeste l'influence de la nutrition sur la structure du Champignon.

La plupart des milieux favorisent la production des sclérotés. Ceux-ci restent à l'état d'ébauches isolées, en présence de glucose à 0,1 p. 100 et de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ à 0,1 p. 100 (fig. 7), mais se massent en stromes, lorsqu'on décuple la teneur en $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ (fig. 8). Les loges pycnidiennes sont occupées par des cellules globuleuses, distinctement délimitées, pareilles à celles que j'ai figurées par le dessin 3.

En présence de KNO_3 à 1 p. 100, additionné de glucose à 0,1 p. 100, on trouve des glomérules sans aucune différenciation (fig. 9). Mais il suffit de choisir une dose optimale de glucose (1 p. 100) et de réduire à 0,1 p. 100 la teneur en KNO_3 .

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de l'asparagine à 0,1 p. 100.

(2) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de l'asparagine à 1 p. 100.

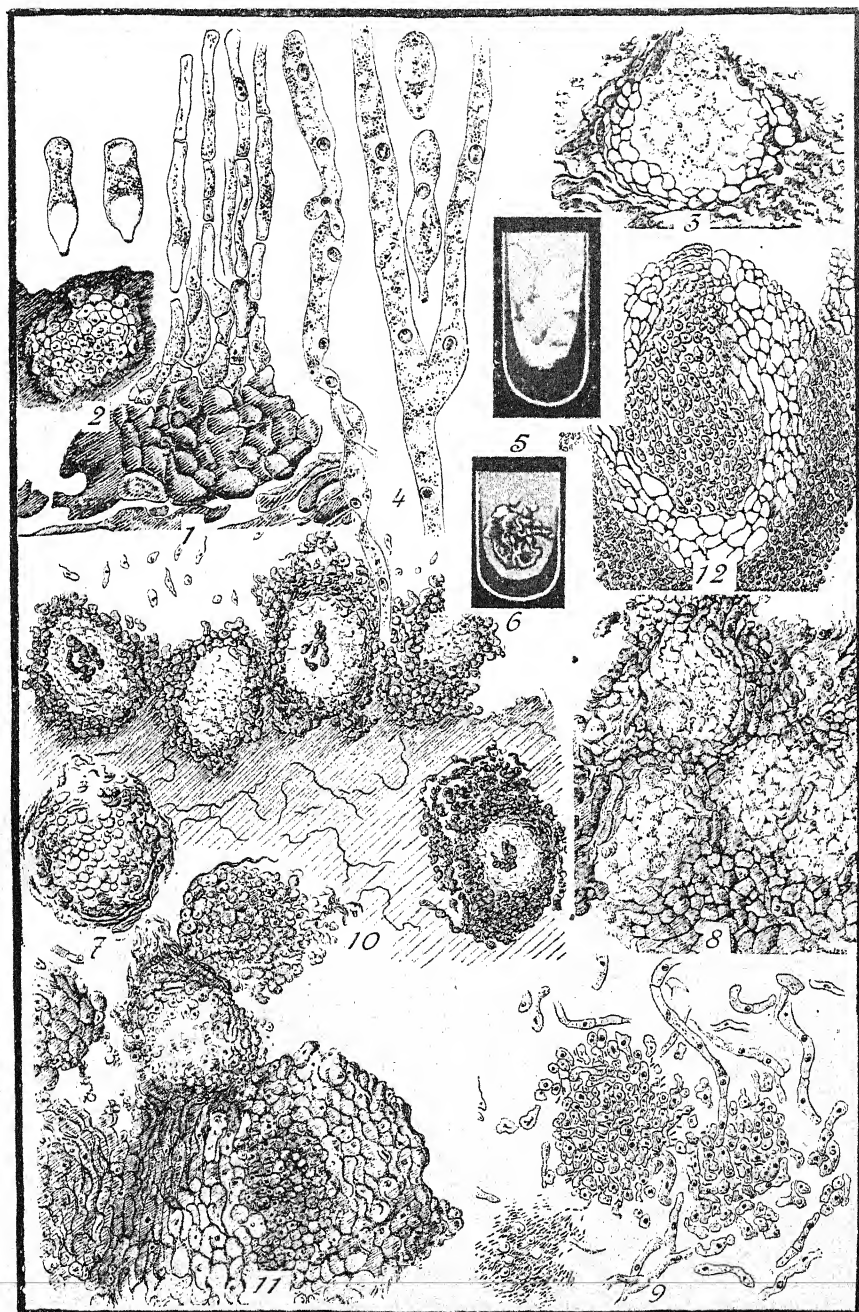


Fig. XXVII. — *Ocularia alpina*. — 1, Conidiophore ; 2, Sclérote ; 3, Pycnide (nature) ; 4, Mycélium sur lame ; 5-6, Cultures en tubes ; 7-12, Glomérules, sclérotos et pycnides (cultures). (Gros. : 560, 160, 160, 560, 1, 1, 110, 110, 480, 160, 160, 160.)

pour obtenir une différenciation très prononcée des carpophores ; on observe, dans l'épaisse enveloppe brune, un parenchyme incolore qui renferme, à son tour, un tissu sporigène, remarquable par ses cellules riches en protoplasme (fig. 10).

Sur peptone, c'est généralement l'enveloppe qui prédomine, et les pycnides se confondent dans un strome commun ; en présence de peptone à 0,1 p. 100, le tissu sporigène reste rudimentaire (fig. 11) ; au contraire, avec peptone à 1 p. 100, il est bien différencié (fig. 12).

Mes essais de culture sur décoctions gélosées, qui m'avaient donné de si bons résultats chez *Ovularia bulbigera*, ont abouti à un échec complet chez *Ovularia alpina*.

En résumé, cette espèce a une tendance très prononcée à former des organes de conservation. On pourrait y voir un caractère adaptionnel aux conditions réalisées dans les régions alpines.

24. — *Graphium pallescens* (Fuck.) Magn. (Fig. XXVIII.)

Après avoir étudié la biologie des *Ovularia*, j'attirerai l'attention sur une autre espèce : *Graphium pallescens*, parasite des feuilles de *Stellaria nemorum*. Elle a été décrite par MAGNUS, qui la rattache au genre *Ovularia*, vu la structure de son appareil conidifère. Pour le reste, il ne donne aucune indication relative à son développement. FÜCKEL, ayant constaté la connexion entre un pareil conidiophore et un périthèce, qu'il attribue au *Sphærella Stellariæ*, considère celui-là comme forme parfaite du *Graphium pallescens*. Voilà tous les renseignements que j'ai pu trouver dans la littérature.

Le *Graphium pallescens* produit, dès le mois de mai, sur les feuilles de son hôte, de grandes taches circulaires, jaunâtres, qui se dessèchent à bref délai. A leur face inférieure se constituent des duvets blancs, après quoi la feuille entière jaunit et tombe à terre, où elle se décompose rapidement.

Des coupes dans des taches jeunes montrent que le para-

site condense ses filaments bruns à l'intérieur de la cavité

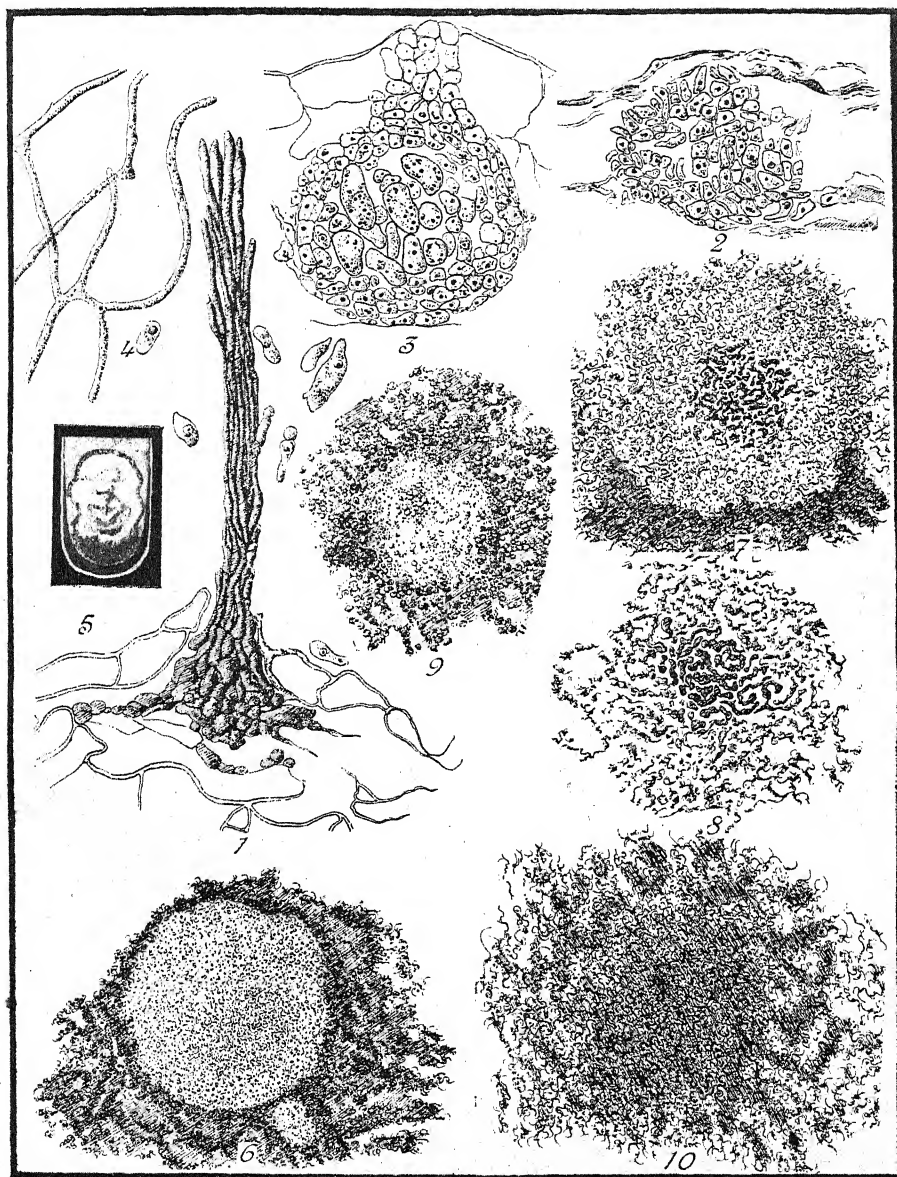


Fig. XXVIII. — *Graphium pallescens*. — 1, Conidiophore ; 2-3, Ébauches de carpophores endosporés ; 4, Mycélium sur lame ; 5, Culture en tube ; 6-10, Pycnides et glomérules cultivés. (Gross. : 560, 250, 250, 560, 1, 94, 94, 94, 94, 94.)

stomatique. Les conidiophores s'allongent considérablement

au-dessus du niveau épidermique et donnent des filaments conidifères, étroitement soudés en une colonnette élancée (fig. 1, Fig. XXVIII). Les hyphes peuvent aussi se séparer sur un parcours plus ou moins long.

Le conidiophore du *Graphium pallescens* se rapproche donc de celui que développent certains *Ramularia* et *Ovularia*. Leur ressemblance est augmentée par le fait qu'il produit, à son sommet, des conidies unicellulaires, arrondies ou ovales. Celles-ci se détachent par un callus.

Dans les feuilles jaunies et succombées au parasite, j'ai repéré des glomérules constitués de petites cellules à disposition concentrique (fig. 2). Plus tard, ces glomérules s'en-tourent d'une enveloppe mince ; il s'agit vraisemblablement de pycnides ébauchées (fig. 3). La fragilité de mon matériel hiberné m'a empêché d'en trouver l'état adulte. Cette lacune a été comblée par mes observations en milieu artificiel.

Cultivées sur lames, les conidies donnent un mycélium, formé d'hyphes hyalines, fréquemment fusionnées (fig. 4) ; dans les parties plus anciennes, elles prennent une teinte légèrement foncée, mais nulle part elles ne donnent des conidies.

Cultivé en tubes, le Champignon présente un aspect analogue à celui qu'il offre à la surface du limbe : fin duvet blanc, pulvérulent, effacé sur les bords (fig. 5) (culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de la peptone à 0,1 p. 100). Les nombreuses variations apportées à la composition des géloses n'ont pas modifié sensiblement l'aspect des colonies.

L'intérêt de mes cultures réside dans le fait qu'elles m'ont permis d'attribuer au *Graphium* une catégorie de carpophores qu'on ne lui connaissait pas jusqu'à présent : ce sont les pycnides. On en trouve des ébauches dans presque toutes les cultures, mais leur degré de différenciation dépend essentiellement de la nature des milieux ; d'une manière générale, elles sont plus évoluées sur géloses à base de décoctions que sur agars synthétiques ; ainsi, sur agar de malt, il y a production de pycnides globuleuses à nombreuses microspores (fig. 6). En présence de glucose à 1 p. 100 et d'asparagine

à 0,1 p. 100, l'enveloppe reste partiellement rudimentaire, alors que le tissu sporigène est bien différencié (fig. 7).

Quand on remplace l'asparagine par du $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$, l'enveloppe fait complètement défaut (fig. 8). En présence de KNO_3 , la cavité pycnidienne est ébauchée, mais elle ne renferme pas de tissu sporigène différencié (fig. 9). La cavité manque en présence de glucose à 1 p. 100 et de $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$ à 1 p. 100. Finalement, avec de la glucose à 1 p. 100 et de la peptone à 0,1 p. 100, il ne subsiste plus que des glomérules de forme irrégulière (fig. 10).

L'identification des cultures a été facilitée par la réussite de mes expériences d'infection. Les conidies, produites en milieu artificiel, ont été inoculées, le 17 mai, sur la face supérieure des feuilles de *Stellaria nemorum*; dès le 24 mai, ont apparu les taches brunes qui se couvraient d'efflorescences blanches, si typiques pour le *Graphium pallescens*. Le même résultat a été obtenu une seconde fois avec une autre culture, nouvellement isolée.

CERCOSPORA

Cercospora est un autre genre qui présente de nombreuses analogies avec *Ramularia*. Leurs caractères morphologiques et biologiques se ressemblent à un tel degré qu'il est parfois difficile de les séparer l'un de l'autre.

Beaucoup de classificateurs ont considéré comme caractère distinctif des deux genres la teinte olivâtre des hyphes. En réalité, la pigmentation n'est pas constante, mais elle dépend essentiellement de l'âge du mycélium et aussi de sa nutrition. (*Cercospora Apii*, selon KLOTZ; *Cercospora Kikuxii*, selon MATSUMOTO).

La présence d'appressoirs ne peut être considérée comme caractère générique; je l'ai indiqué également pour le genre *Ramularia*.

Qu'en est-il des autres caractères considérés comme typiques pour le genre *Cercospora*?

J'ai constaté moi-même, chez les *Cercospora Ceratonia*,

que le mycélium, ayant envahi le tissu lacuneux et le tissu palissadique, se masse dans les cavités stomatiques et donne un strome compact, producteur des éléments conidifères. Des observations analogues ont été faites par FRANCK chez le *Cercospora canadensis*. Dans d'autres cas, les conidiophores percent directement l'épiderme. Les deux possibilités étant réalisées, il n'existe donc, à cet égard, aucune différence avec ce que j'ai constaté chez le *Ramularia*.

V. HÖHNEL attribue une valeur taxonomique toute particulière au fait que les conidiophores sont indépendants ou en rapport avec les stomates; au contraire, v. LINDAU y voit un caractère indifférent, nullement spécifique. Il estime que la constitution des conidiophores est uniquement en rapport avec la nature de l'hôte. Je me range à l'avis de v. LINDAU.

Les ressemblances entre les deux genres se poursuivent quant à la structure des conidiophores. Chez le *Cercospora*, comme chez le *Ramularia*, les filaments, variqueux ou droits, sont munis de papilles d'où se détachent les conidies.

Seule la forme des conidies semble fournir un caractère distinctif; elles sont toujours plus longues dans le genre *Cercospora* et munies de cloisons transversales plus nombreuses.

Mais cette règle souffre de nombreuses exceptions.

Il existe ainsi un *Ramularia Virgaureæ* qui, selon v. HÖHNEL; pourrait être considéré tout aussi bien comme *Cercospora*, vu que ses filaments conidifères s'amincissent légèrement à leur extrémité. Le même fait a été signalé sur le *Cercospora reticulata* nord-américain.

Rien de plus variable que la forme des conidies. Leur longueur dépend surtout de leur âge. Chez le *Cercospora juncicola* (selon KASAI), les conidies sont claviformes, tant que jeunes; dans le *Cercospora Antirrhini*, elles peuvent se maintenir pendant longtemps sans s'allonger.

La longueur des conidies dépend aussi des influences saisonnières, comme l'a montré WELLS pour les *Cercospora* des Philippines; elles atteignent leur maximum de grandeur pendant la période sèche; puis, pendant la période de

pluie, leurs dimensions acquièrent une valeur constante.

Il existe enfin, selon WELLS, des rapports entre la longueur des conidies, d'une part, et la nature de l'hôte et le mode d'infection, de l'autre. Celles provenant d'infections artificielles sont toujours plus longues que les conidies qu'on trouve dans la nature.

Forme et dimensions des conidies peuvent, par conséquent, ne pas avoir pour le *Cercospora* la valeur taxonomique que leur attribuaient les classificateurs.

Certains auteurs ont vu un caractère générique de premier ordre dans la disposition des conidies en chaînes ramifiées, qui ne serait jamais réalisée dans le genre *Cercospora*. Cette thèse s'écroule par suite de la découverte, par BREFELD, de conidies en chaînes chez le *Cercospora Thalictri*; on sait, d'autre part, que certains *Ramularia* ont des conidies isolées.

Les analogies entre les deux genres se retrouvent en ce qui concerne leurs organes de conservation; on a signalé la présence de sclérotés pour certaines espèces (par exemple, *Cercospora beticola*), suivant VUILLEMIN et TAKIMOTO. Chez d'autres *Cercospora*, par exemple *Cercospora Bolleana* (selon HIGGINS), et *Cercospora Heveæ* (selon VINCENS), on a découvert des pycnides; celles-ci se constituent, suivant VINCENS, par l'entrelacement et la ramification de filaments mycéliens, situés immédiatement en dessous de la base des conidiophores. Pour d'autres espèces, finalement, on a décrit des périthèces; tel est le cas du *Cercospora microsora*, qui est en rapport avec *Mycosphærella millegrana* (KLEBAHN); puis, du *Cercospora cerasella*, en rapport avec *Mycosphærella cerasella* (ADERHOLD). FÜCKEL suppose qu'il y a une connexion entre *Cercospora Ariæ* et *Mycosphærella cinerascens*.

Les périthèces semblent cependant être moins fréquents que chez le *Ramularia*; ils se constituent, selon BUTLER et WAKEFIELD, exclusivement dans des conditions spéciales. Très souvent ces organes avortent ou bien assument une nouvelle fonction, celle de produire des conidiophores (d'après les observations de HIGGINS sur *Cercospora Bolleana*).

Les ressemblances entre *Cercospora* d'une part et *Ramu-*

laria et *Ovularia* de l'autre se poursuivent, si nous comparons leurs caractères biologiques.

Les tubes germinatifs du *Cercospora Apii* et du *Cercospora canadensis* (FRANCK) pénètrent exclusivement par les stomates, situés soit sur la face supérieure, soit sur le côté inférieur des feuilles. Il en est de même pour le *Cercospora beticola*, où il existe, selon POOL, un rapport entre l'infection et les mouvements des stomates.

Cependant, l'infection des pétioles et des pédoncules et même des tiges semble être plus fréquente dans le genre *Cercospora* que dans le genre *Ramularia* [*Cercospora Cari* (WESTERDYICK), *Cercospora Antirrhini*].

Pour ce qui est des caractères cultureux du *Cercospora*, les colonies sont typiques par leur pigmentation olivâtre ; toutefois les hyphes sont incolores à l'état jeune (*Cercospora Kikuzii*) ; elles produisent rarement des conidies chez *Cercospora Cari*, pas du tout dans d'autres espèces, comme par exemple *C. Bolleana*. Même là où les conidies sont plus abondantes (*Cercospora Apii*), elles sont peu différenciées du mycélium, auquel elles restent attachées. Enfin, chez *Cercospora Thalictri*, BREFELD a obtenu, en cultures, soit ascogènes, soit conidigènes, un mycélium brun, producteur de conidies claviformes très typiques.

On peut donc, en résumé, se ranger à l'avis de WESTERDYICK, suivant lequel la faculté de produire des conidies en culture est essentiellement différente, selon les espèces considérées.

Quant au développement, en milieu artificiel, des pycnides et des sclérotés, on n'en possède aucun renseignement précis. KLEBAHN trouve qu'ils ne mûrissent pas en culture.

Voilà, brièvement résumées, nos connaissances relatives à la morphologie et à la biologie des *Cercospora*. Il en résulte que les limites établies entre le genre *Cercospora* et le genre *Ramularia* sont plus ou moins arbitraires.

Mes propres recherches sur le genre *Cercospora* ont porté sur quatre espèces ; deux d'entre elles ont été trouvées comme parasites de feuilles caduques ; les deux autres ont été récoltées sur des hôtes à feuilles persistantes. La question qui m'a

intéressé le plus était de savoir jusqu'à quel degré les caractères biologiques des hôtes retentissent sur les particularités de leurs parasites respectifs.

25. — *Cercospora Malvarum* Sacc.
(Fig. XXIX.)

Cercospora Malvarum est un parasite du *Malva moschata*, dont il infecte généralement les feuilles, en produisant des taches rouge foncé limitées par les nervures ; mais il peut également envahir les pétioles et les tiges. Les parties centrales de ces taches, une fois desséchées, se couvrent, après des périodes de pluie, de conidiophores, ayant la forme de minimas efflorescences blanches.

A l'intérieur des plages infectées, on observe un mycélium brun, olivâtre, constitué de filaments irrégulièrement variqueux, orientés dans tous les sens (fig. 1, Fig. XXIX). En dessous de l'épiderme, ces hyphes se massent en glomérules, ébauches de conidiophores ; ceux-ci s'allongent en filaments conidifères, soudés à leur base, mais libres aux extrémités (fig. 2). Ils engendrent les conidies, typiques par leur longueur. Comme organes d'hibernation, j'ai rencontré, dans les feuilles mortes, des pycnides remplies de filaments variqueux. Celles-ci sont mûres dès le mois de décembre et présentent, à leur intérieur, de minimas spores ovales, mesurant 3-5 μ de longueur (fig. 3).

La preuve que le parasite hiverne par des pycnides a été fournie par mes cultures. Inoculées sur lames, les conidies donnent un mycélium d'une teinte olivâtre, dont les filaments sont tortueux et irrégulièrement entrelacés, tout comme dans la nature (fig. 4).

Cultivé sur milieux synthétiques, le Champignon produit des colonies dont l'aspect dépend essentiellement de la composition du milieu, en particulier de la concentration de la source azotée. En présence de 0,1 p. 100 de peptone ou d'asparagine (et de glucose à 1 p. 100), c'est le mycélium aérien qui prédomine, constituant un duvet blanc, cotonneux (fig. 5). Lorsqu'on augmente à 1 p. 100 ces substances, il se

produit, au contraire, une croûte verruqueuse, brun olivâtre (fig. 6) ; celle-ci se forme également en présence de KNO^3 ;

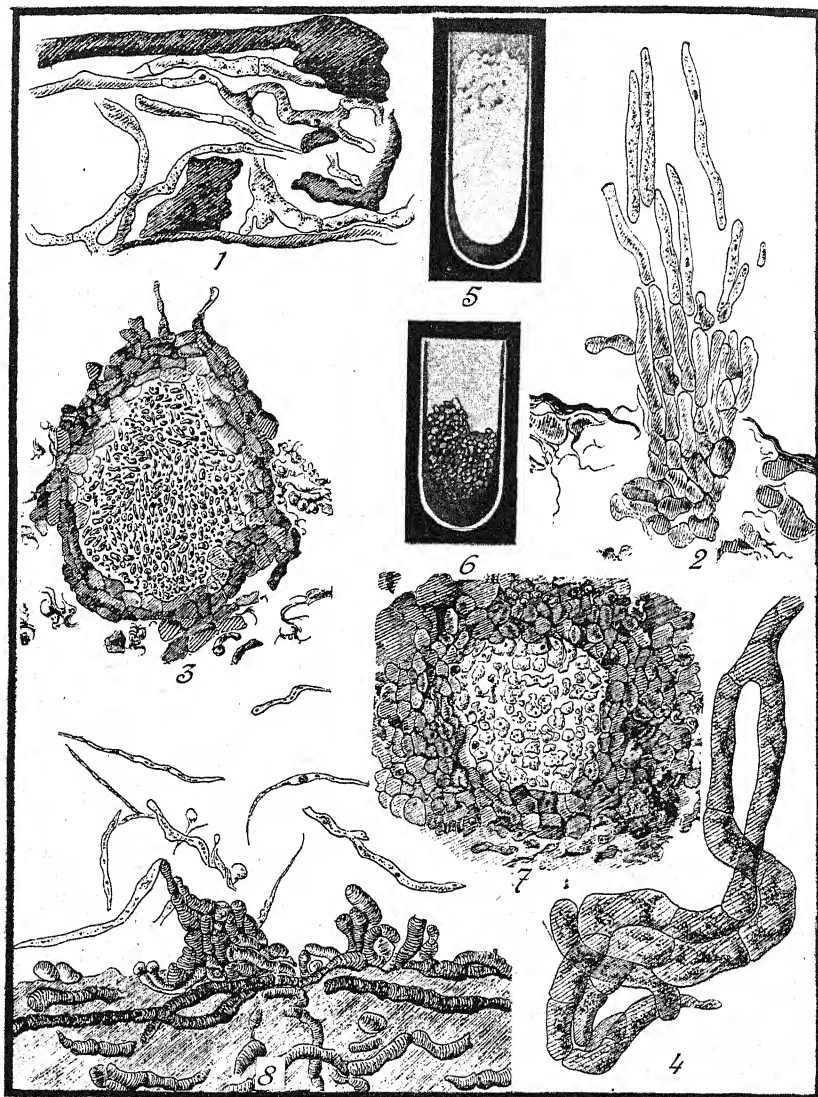


Fig. XXIX. — *Cercospora Malvarum*. — 1, Mycélium ; 2, Conidiophore ; 3, Pycnide (nature) ; 4, Mycélium sur lame ; 5-6, Cultures en tubes ; 7, Pycnide ; 8, Conidiophores (cultures). (Gross. : 600, 270, 270, 600, 1, 1, 270, 270.)

sur $(\text{NH}^4)^2\text{SO}^4$, les colonies prennent une couleur blanche ou blanc rosé.

L'étude microscopique des diverses cultures m'a démontré que la forme cotonneuse des colonies est due à la prédominance du mycélium aérien ; au contraire, les croûtes foncées résultent de l'entrelacement plectenchymateux du mycélium.

D'autre part, on découvre à l'intérieur de ces stromes des carpophores plus ou moins évolués ; en particulier, lorsqu'on combine 1 p. 100 de peptone avec 1 p. 100 de glucose, il se constitue des loges circulaires, renfermant un tissu sporigène (fig. 7). Nulle part ailleurs je n'ai rencontré pareille différenciation.

En présence de KNO_3 à 0,1 p. 100, additionné de glucose à 1 p. 100, le Champignon donne un mycélium brun, orienté parallèlement à la surface du milieu et présente des glomérules, de place en place.

Des filaments allongés, de forme plus ou moins régulière, comparables aux conidies, naissent sur les conidiophores rudimentaires (fig. 8). L'analogie avec ce que signale WESTERDYCK chez le *Cercospora Cari* est évidente.

Mes cultures ont finalement été le point de départ de mes expériences d'infection. Ayant déposé une suspension de mycélium sur les feuilles de *Malva moschata* (le 17 mai 1925), les premières taches brunes typiques se sont présentées vers la fin du mois ; à leur surface ont apparu, vers le 6 juin, des efflorescences de conidies.

26. — *Cercospora Mercurialis* Passer.

(Fig. XXX.)

Sur les feuilles de *Mercurialis perennis*, j'ai trouvé, au mois de juillet, des taches circulaires d'une couleur argentée, entourées d'un liséré brun. A leur centre ont apparu, après des périodes de pluie, des petites touffes olivâtres. L'étude microscopique m'a montré qu'il s'agissait des conidiophores du *Cercospora Mercurialis*.

Les taches sont parcourues d'un mycélium brun, qui se masse, de place en place, en glomérules, constitués de grandes cellules. Ces glomérules s'allongent vers la surface de la feuille, dont ils percent l'épiderme (fig. 1, Fig. XXX). Ainsi se consti-

tuent les premiers filaments conidifères, bruns et épais. D'autres cellules du glomérule se joignent à elles et donnent, de proche en proche, un faisceau de filaments, rayonnant à partir d'un point central (fig. 2). Leur rôle est d'engendrer des conidies. Il en naît plusieurs par filament, et elles s'en détachent par des callus, d'où l'aspect variqueux du conidiophore.

Dans les feuilles mortes, succombées à l'infection, j'ai pu faire les observations suivantes : on trouve, à l'intérieur des plages nécrosées, de grands sclérotés globuleux à centre non différencié ; à un moment donné, ces organes produisent un tissu sporigène, formé de petites cellules, plus ou moins allongées ; au contraire, l'enveloppe, fusionnée à sa périphérie avec les tissus dégénérés de l'hôte, est constituée de grandes cellules arrondies.

Le tissu sporigène, peu étendu, tant que jeune, se prolonge vers la périphérie de l'ébauche et atteint sa maturité au printemps. A ce moment, les cellules se sont allongées en spores ayant la forme de bâtonnets de 3 à 4 μ de longueur (fig. 4). La déhiscence des pycnides s'effectue avant le mois de mai ; plus tard, on n'en trouve plus que les enveloppes vides. Ces carpophores correspondent d'ailleurs, par leurs dimensions, aux pycnides du *Phyllosticta Mercurialis* Sacc.

Les colonies du *Cercospora Mercurialis* sont aussi grandes que celles du *Cercospora Malvarum* ; leur mycélium aérien présente une teinte olivâtre, et le mycélium intramatrix communique à la gélose une coloration noire, qui apparaît aussi sur les bords des colonies (fig. 5) (1).

Des coupes faites dans les différentes cultures m'ont montré que le Champignon s'adapte moins bien au milieu artificiel que le *Cercospora Malvarum*. En présence de KNO_3 , les carpophores sont représentés par une accumulation de cellules, riches en protoplasme. Les contours de ces glomérules deviennent plus réguliers, subsphériques en présence de glucose à 0,1 p. 100 et de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ à 1 p. 100 (fig. 6) ; mais nulle part, même avec azote organique, on n'observe la

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et du KNO_3 à 0,1 p. 100.

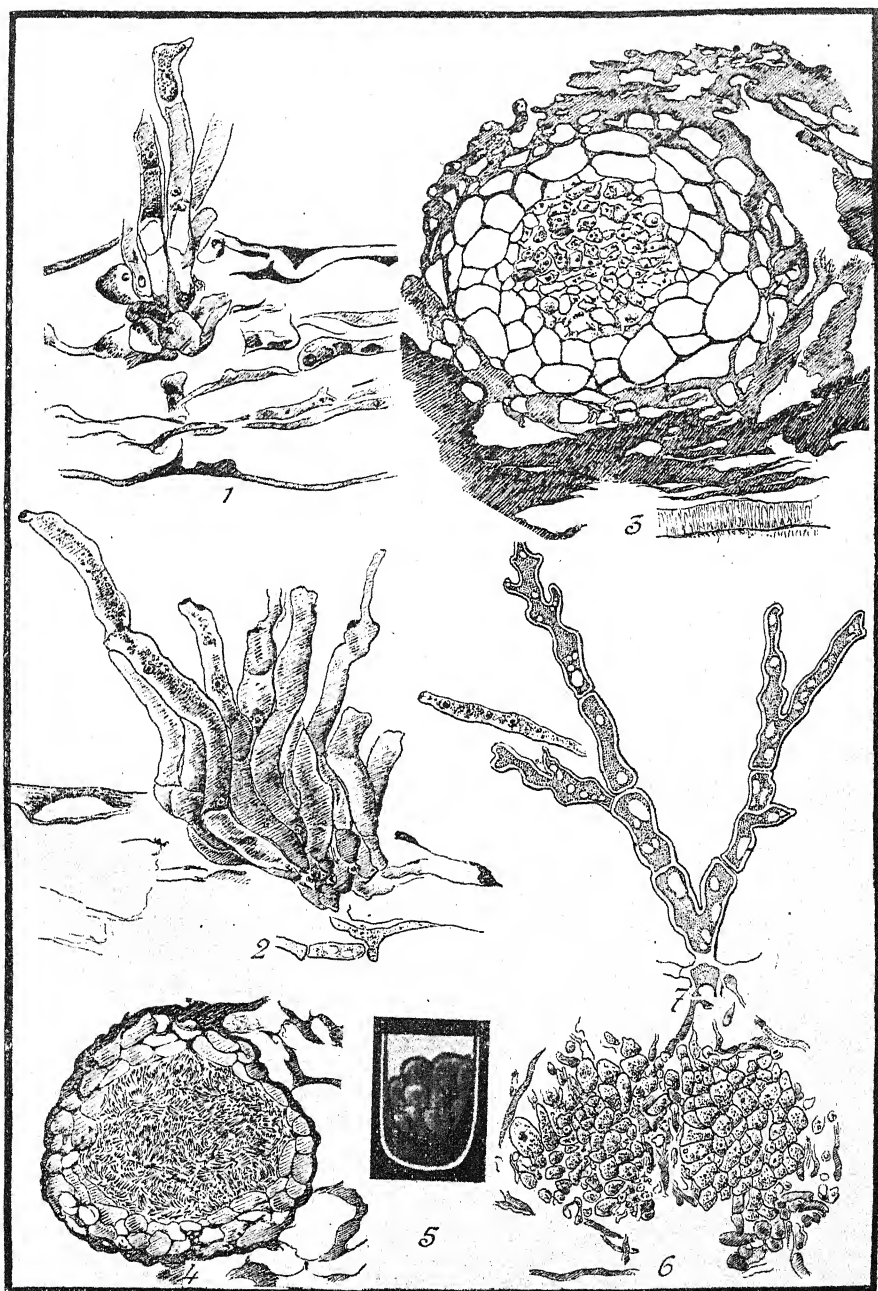


Fig. XXX. — *Cercospora Mercurialis*. — 1-2, Conidiophores ; 3-4, Pycnides (nature) ; 5, Culture en tube ; 6, Glomérule (cultivé) ; 7, Mycélium sur lame. (Gross. : 600, 600, 490, 490, 1, 270, 600.)

moindre différenciation des tissus sporigènes. L'emploi de milieux à décoctions ne m'a pas fourni d'autres résultats.

Sur lames, le Champignon donne un mycélium très typique par la forme variqueuse et la coloration brune de ses cellules (fig. 7). Jamais il ne produit des conidies, pas plus que *Cercospora Malvarum*, auquel il se rattache de près par ses réactions.

Tout autrement se comporte le *Cercospora Ceratoniae*.

27. — *Cercospora Ceratoniae* Pat. et Trab.

Ayant traité la biologie de cette espèce dans un précédent mémoire (1925), je me bornerai à en récapituler les principaux faits.

Le parasite, pénétré dans les feuilles du Caroubier, en amène la nécrose ; il produit un mycélium brun abondamment ramifié qui parcourt le tissu palissadique et se localise ensuite dans les cellules épidermiques ; là il donne des plectenchymes qui rompent les parois de l'hôte et se transforment en conidio-phores. Dans les tissus morts se produisent ensuite les pycnides à enveloppes minces, fusionnées directement avec le strome conidifère ; elles représentent les organes d'hibernation les plus importants ; le stade ascospore, découvert par MAIRE, est bien moins fréquent.

Le Champignon est peu sensible à l'action du milieu de culture ; quelle qu'en soit la constitution, il se présente sous forme de touffes blanches, cotonneuses. Celles-ci sont formées d'un plectenchyme compact, à épaisses parois brunies, producteur des conidies ; seul l'agar à 1 p. 100 d'asparagine et à 1 p. 100 de glucose renferme des glomérules, typiques par le contenu protoplasmique épais de ses cellules. C'est en vain que j'ai essayé de stimuler leur développement, par le transport d'un milieu riche en un milieu pauvre. Nulle part les glomérules n'ont évolué davantage.

D'autre part, j'ai pu faire quelques observations sur l'influence des milieux à décoctions.

Sur lames couvertes d'une mince couche d'agar de carottes, les conidies naissent en buissons à la surface du mycélium ;

par contre, sur agar de salep, les filaments se massent en stromes.

28. — *Cercospora Smilacina* Sacc.

(Fig. XXXI et XXXII.)

J'ai récolté le *Cercospora Smilacina* en Algérie, où il est très fréquent sur les feuilles du *Smilax aspera*. Comme ces feuilles, sclérophylles typiques, se distinguent fondamentalement des feuilles caduques du *Malva moschata* et du *Mercurialis perennis*, l'étude de leurs parasites respectifs s'annonçait particulièrement intéressante.

La présence du Champignon se manifeste par l'apparition de taches pourpres, qui s'agrandissent et se dessèchent au centre en prenant une coloration brune. Sur les plages, circonscrites par un liséré rouge, on voit apparaître, en novembre, après les pluies automnales, de nombreuses petites touffes olivâtres, à peine visibles à l'œil nu. Elles ne tardent pas à disparaître et sont remplacées par des corpuscules noirs qui font saillie à la surface des taches foliaires. C'est sous cet aspect que se présente la maladie pendant toute l'année, jusqu'en automne. Les anciennes taches s'agrandissent et confluent.

Des coupes faites dans des taches jeunes révèlent un mycélium brun, situé en dessous des cellules épidermiques (fig. 1, Fig. XXXI). A sa surface se constituent des glomérules qui, à leur tour, évoluent en véritables stromes conidifères, distincts, par leur plus grande taille, des conidiophores du *Cercospora Malvarum* et du *Cercospora Mercurialis* (fig. 2). Au lieu de disparaître après la production des filaments conidifères, ils se maintiennent et continuent à s'agrandir. Leur croissance se localise principalement sur la face inférieure (fig. 3) ; ici s'ébauche un plectenchyme intramatrix, qui pousse de plus en plus à l'intérieur des tissus foliaires (fig. 4). Par son expansion, le strome primitif est soulevé passivement à la surface de la feuille. Dès lors, son rôle est achevé. Exposé à toutes les intempéries, il s'effrite au courant de l'hiver.

Quant au plectenchyme intramatrix, il continue à évoluer, protégé par les débris de l'ancien strome. On distingue, à sa

surface, une enveloppe brune, et, à son intérieur, un groupe de cellules, riches en protoplasme, entourées d'un plecten-



Fig. XXXI. — *Cereospora Smilacina*. — 1, Mycélium ; 2-3, Conodiophore ; 4-6, développement des pycnides (?) ; 7, Périthèce (nature). (Gross. : 400.)

chyme incolore (fig. 5). A une saison plus avancée, vers le printemps, ces ébauches présentent les nouveaux caractères

suivants : le strome protecteur est fendu longitudinalement par un canal, rempli de cellules filamenteuses, irrégulières (fig. 6). D'autre part, au fond du carpophore, on découvre

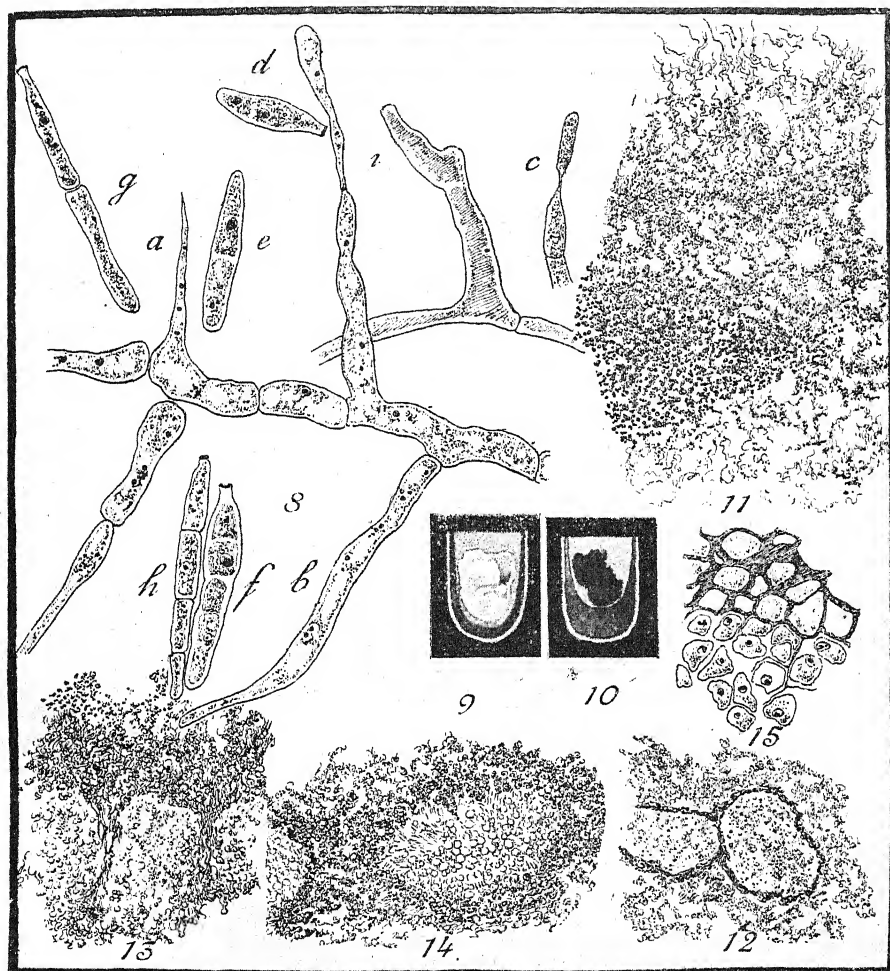


Fig. XXXII. — *Cercospora Smilacina*. — 8, Mycélium et conidies sur lame ; 9-10, Cultures en tubes ; 11-14, Pycnides ; 15, Tissu sporigène (culture). (Gross. : 1 000, 1, 1, 176, 176, 176, 176, 1040.)

quelques cellules qui ressemblent à des proasques. Ce seraient, par conséquent, des périthèces ébauchées. Ailleurs, le contenu du carpophore se fractionne en petits articles polygonaux, comme le tissu sporigène d'une pycnide. S'agirait-il d'un cas exceptionnel d'avortement précoce de l'ébauche périthéciale ?

Quoi qu'il en soit, le développement normal des périthèces prédomine. Ces organes atteignent leur maturation relativement tard, à la fin du mois de mai seulement. Leur identification est facile, par suite de la présence, à leur sommet, du strome primitif (fig. 7). A l'abri de ce tissu a évolué un périthèce de taille relativement petite, qui renferme des asques mûrs, légèrement plus larges à leur base. Les ascospores sont bicellulaires, allongées, peu obtuses d'un côté et mesurent $11 : 2,5 \mu$ (1). Leur maturation définitive est retardée jusqu'au mois de juin.

Cercospora Smilacina se cultive facilement en milieu artificiel, lorsqu'on ensemence les conidies, développées en automne. Cultivées sur lames, elles donnent un mycélium incolore au début, brunâtre dans la suite, dont les cellules sont irrégulièrement cloisonnées et renferment plusieurs noyaux de taille minime. Ce mycélium produit de courtes branches latérales à disposition perpendiculaire. Il s'agit de filaments conidifères, comme le démontre la figure 8 (Fig. XXXII). A leur extrémité se forment, par bourgeonnement (*a*, *b*), des conidies ovales ou cylindriques, unicellulaires au début (*c*). Celles-ci s'allongent et deviennent fusiformes et bicellulaires (*d*, *e*). Elles s'accroissent principalement par leur partie apicale, qui se cloisonne transversalement (*f*, *g*, *h*). L'évolution des conidies passe, par conséquent, d'un stade *Ovularia* et par un stade *Ramularia*, à l'état définitif de *Cercospora*.

Quant aux conidiophores, développés sur le mycélium adulte, bruni, ils se rapprochent davantage, par leur différenciation, de ceux qu'on trouve dans la nature (*i*).

Les cultures en tubes nous fournissent ensuite de plus amples informations sur la nature des carpophores intramatricaux.

Les colonies du *Cercospora Smilacina* se présentent sous forme de touffes velouteuses d'une teinte tantôt grisâtre, tantôt olivâtre (fig. 9 et 10) (2). En présence de $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$,

(1) Mesure faite sur du matériel fixé.

(2) Fig. 9 : Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et du KNO_3 à 1 p. 100. — Fig. 10 : Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et du KNO_3 à 1 p. 100.

les colonies restent généralement stériles ; au contraire, dans la plupart des autres milieux, elles donnent, suivant leur composition, des pycnides plus ou moins évoluées : en présence de glucose à 1 p. 100 et de KNO_3 à 1 p. 100, c'est le tissu sporigène qui prend le dessus ; il constitue une large assise, dépourvue d'enveloppe et située au-dessous de la surface gélosée (fig. 11). Lorsqu'on réduit à 0,1 p. 100 la teneur en KNO_3 , les carpophores s'individualisent et s'entourent d'une mince enveloppe (fig. 12). En présence d'azote organique, c'est, au contraire, l'enveloppe qui prédomine ; il se produit alors un strome relativement massif qui renferme des loges, de forme plus ou moins régulière ; à leur intérieur, on découvre un tissu sporigène peu différencié (fig. 13, glucose à 1 p. 100 et asparagine à 1 p. 100 ; fig. 14, glucose à 1 p. 100 et peptone à 1 p. 100).

J'ai essayé, par différentes méthodes, de stimuler la maturation des carpophores intramatricaux. Je me suis servi, entre autres, d'un milieu qui avait rendu de bons services à *ZIKES* pour la production, en culture, des périthèces d'*Aspergillus*. Sur ce milieu, renfermant du sucre de canne à 7 p. 100, de l'asparagine à 1 p. 100, du K^2HPO_4 à 0,5 p. 100, la différenciation de mes carpophores était plus nette qu'ailleurs ; la figure 15 montre une vue partielle de leur tissu sporigène, très typique.

Il résulte de l'étude des cultures que le *Cercospora Smilacina* peut donner des pycnides, comme le faisaient supposer mes observations dans la nature.

SEPTORIA

Je me suis demandé, ensuite, quelle est l'influence du milieu nutritif sur les carpophores chez d'autres espèces, où prédomine la fructification endosporée. Pour trancher cette question, j'ai choisi comme matériel d'études le genre *Septoria* ; celui-ci présente l'avantage de renfermer de nombreuses espèces, très répandues, qui s'adaptent facilement aux milieux artificiels.

Avant d'exposer mes propres observations, je passerai en revue la littérature relative à l'organographie et la culture des *Septoria*.

En ce qui concerne les caractères systématiques du genre, les auteurs ont indiqué comme tels la présence, en dessous de l'épiderme, de pycnides globuleuses ou lenticulaires, à tissus plectenchymateux, percées d'un canal ostiolaire. Les pycnides renferment des spores en bâtonnets ou en files, munies de plusieurs cloisons transversales.

Ainsi compris, le genre *Septoria* est mal délimité des genres voisins, tels que *Phleospora*, *Cylindrosporium*, etc. D'une manière générale, ses caractères génériques manquent de précision.

On n'a, tout d'abord, pas tenu compte du fait que rien n'est plus variable que la structure des pycnides. Elle dépend de la nature du milieu dans lequel vit le parasite.

Ainsi, chez le *Septoria Graminum*, leurs dimensions sont en rapport avec l'épaisseur des limbes envahis par le parasite. Avec les dimensions des pycnides varient celles des pycnospores (MANGIN).

Forme et grandeur des pycnides et des pycnospores dépendent aussi des changements saisonniers. À l'approche de l'hiver, on peut trouver, dans les pycnides de certaines espèces, des pycnospores normales et des microspores globuleuses. En fin de saison, ces micropycnides subsistent seules et se chargent de l'hibernation. Dans d'autres cas, au contraire, les pycnides normales se maintiennent à l'intérieur des feuilles mortes ; je l'ai prouvé moi-même chez le *Septoria Lycopersici*, et KLEBAHN chez le *Septoria Apii*. Chez d'autres espèces, les pycnospores formées à l'approche de l'hiver perdent leur faculté germinative, pour l'acquérir à nouveau au printemps suivant (*Septoria nodorum*, selon WEBER). Dans d'autres cas encore, le tissu sporigène subit un arrêt complet en automne et ne donne des pycnospores normales qu'au retour du printemps (*Septoria Podagrariæ*, d'après mes propres observations). Ailleurs, les pycnides ébauchées peuvent coexister en hiver avec les pycnides mûres. Ensuite, chez *Septoria scabiosicola*, les pycnides, produites en automne, cessent de

fonctionner avant l'approche de l'hiver et se vident complètement; il s'en forme de nouvelles au printemps; celles-ci sont dispersées sur toute la surface des feuilles hibernées, par contraste aux pycnides d'été, localisées sur les plages nécrosées.

Finalement, chez un nombre restreint d'espèces, les pycnides abandonnent complètement leur rôle d'organes d'hibernation; elles sont remplacées par les périthèces. On a signalé ces organes chez *Septoria Populi* (BREFELD et KLEBAHN), *Septoria Glumarum* (VOGLINO), *Septoria Podagrariæ* (POTEBNIA), *Septoria piricola*, *Septoria Hippocastani*, *Septoria Ribis*, *Septoria Rosæ* (KLEBAHN), *Septoria Sorbi* (LAIBACH), *Septoria* sur *Prunus pennsylvanica* (HIGGINS).

Après cet aperçu sommaire de l'organographie des *Septoria*, je passe à leurs réactions en milieu artificiel. On sait que les *Septoria* poussent lentement au début, mais qu'ils augmentent de vigueur au cours des repiquages. Les colonies se présentent généralement sous forme de croûtes noires qui confèrent leur pigmentation au milieu de culture (*Septoria Hippocastani*, *scabiosicola*, *pyricola*). Plus tard, ces croûtes se couvrent d'un duvet blanc, cotonneux. Puis il y a production, plus ou moins abondante, des pycnides, desquelles exsudent les pycnosporos sous forme d'un amas mucilagineux. En culture, ces pycnides sont souvent de plus grande taille que celles qu'on trouve dans la nature; de même leurs enveloppes sont plus foncées.

Du type signalé ci-dessus, le *Septoria Apii*, cultivé par LAIBACH, présente une modification intéressante. Cette espèce renferme deux races, dont l'une, *punctiformis*, produit, sur lames, des conidies libres, et en tubes des colonies, renfermant de nombreuses pycnides; l'autre, *maculiformis*, donne exclusivement du mycélium végétatif et ne fructifie dans aucun milieu.

A leurs caractères distinctifs en milieu artificiel correspondent des caractères analogues en milieu naturel. Le *S. A. punctiformis* donne ses pycnides sans qu'il y ait lésion et, par conséquent, décoloration en jaune des plages envahies; au contraire, *S. A. maculiformis* produit des taches jaunes dépourvues de pycnides. LAIBACH suppose que le *maculi-*

formis est issu par mutation du *punctiformis* ; il attribue également à des mutations régressives l'avortement des périthèces, si fréquent chez la plupart des *Septoria*.

Le cas du *Septoria Apii* (auquel se rattache le cas analogue du *Septoria Sorbi*) nous intéresse particulièrement ; il démontre que les caractères biologiques d'un parasite retiennent aussi sur ses réactions culturales.

De ces réactions, qu'on pourrait qualifier de normales, il y a lieu d'en distinguer d'autres qui sont attribuables à l'influence nocive des milieux. Certaines espèces (*Septoria Ribis* selon VASSIELJEWSKY, *Septoria Rubi* selon LAIBACH) produisent, en culture, des stromes ayant l'aspect de pycnides, mais qui restent complètement stériles. D'autres (*Septoria Aceris*, *Septoria Rosæ*) forment exclusivement des pycnides à microspores globuleuses.

Finalement, les pycnides disparaissent complètement (chez *Septoria Lycopersici*), lorsque le semis est trop dense (STEVENS et HALL).

Quelques remarques encore, relatives aux cultures sur lames. LAIBACH trouve que la plupart de ses *Septoria* présentent la particularité de former des tubes germinatifs incurvés qui donnent un mycélium fréquemment anastomosé. Ce mycélium, qu'il soit conidigène ou ascogène, produit sur ses parties âgées, notamment à la surface de l'ancienne spore, des conidies libres, identiques aux pycnospores. De pareilles conidies se constituent de préférence sur agar à l'eau ; mais ce milieu ne peut être considéré comme spécifique à la production des spores, par le fait que beaucoup d'espèces n'y forment qu'un mycélium stérile.

Après cet aperçu relatif à la morphologie et la biologie du genre *Septoria*, je passe à mes propres observations.

29. — *Septoria Galeopsidis*.

(Fig. XXXIII et XXXIV.)

Parmi les espèces qui ont fait l'objet de mes études, le *Septoria Galeopsidis* est l'une des plus intéressantes. Ce parasite produit, sur la face inférieure des feuilles de *Galeopsis*

Tetrahit, des taches verdâtres, anguleuses, limitées par les

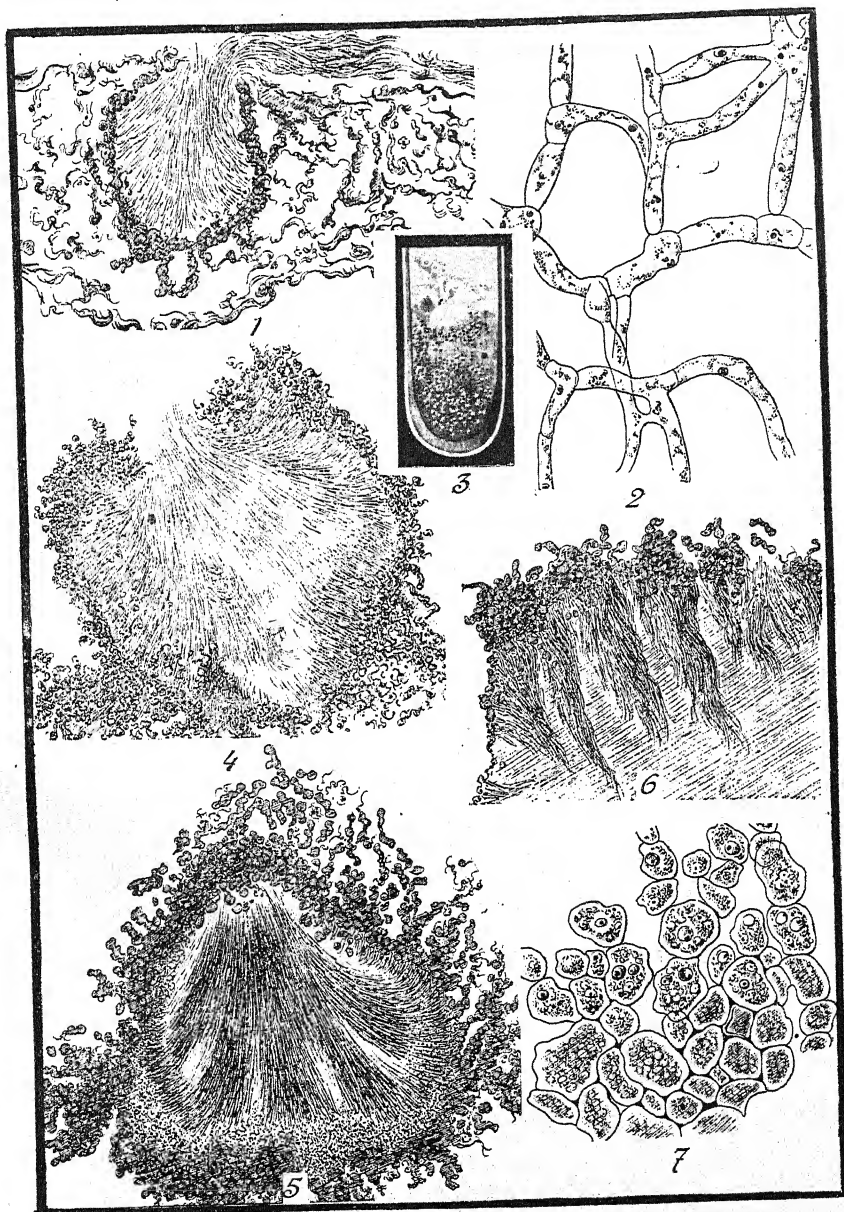


Fig. XXXIII. — *Septoria Galeopsidis*. — 1, Pycnide (nature) ; 2, Mycélium sur lame ; 3, Culture en tube ; 4-6, Pycnides cultivés ; 7, Tissu sporigène. (Gross. : 170, 600, 1, 70, 70, 70, 600.)

nervures ; elles brunissent finalement et offrent des cor-

puscules noirs, à peine visibles à l'œil nu ; ce sont les pycnides.

Vues au microscope, ces pycnides se présentent sous forme de cupules, immergées dans les tissus dégénérés. De leur ostiole s'échappent, sous forme de cirrhes, des pycnospores filiformes (fig. 1, Fig. XXXIII).

Prélevées aseptiquement et déposées sur lames, elles donnent un mycélium hyalin, irrégulièrement cloisonné. Ses filaments contractent des anastomoses fréquentes (fig. 2), comme on l'a vu également dans d'autres *Septoria* ; mais elles ne produisent nulle part, même pas sur agar à l'eau, des spores libres.

Bien plus intéressantes sont les cultures en tubes. Extérieurement les colonies ne présentent aucune particularité remarquable : elles sont constituées tantôt de croûtes brunâtres, tantôt d'un léger duvet blanc, floconneux, tantôt d'un mélange des deux (fig. 3) (1). Autour des plages centrales apparaissent des corpuscules noirs, qui sont les pycnides.

La production soit du mycélium, soit des pycnides, dépend essentiellement de la composition du milieu. Ce fait est particulièrement frappant, lorsqu'on choisit le $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$ comme matière azotée. En présence de glucose à 0,1 p. 100, il n'y a que des pycnides dont le nombre et la taille vont en augmentant avec la concentration du sel d'ammonium ; au contraire, sur glucose à 1 p. 100, le mycélium aérien gris verdâtre domine au début, et les pycnides apparaissent après coup sur les parties anciennes des colonies. Sur milieux peptonisés abondent les pycnides ; elles constituent d'épaisses croûtes noirâtres et communiquent leur teinte à la gélose. En présence de KNO_3 ou d'asparagine, il y a un mélange de pycnides et de mycélium végétatif.

Des observations, relatées ci-dessus, il appert que *Septoria Galeopsidis* réagit avec force et spontanéité aux influences de la culture.

Pour obtenir de nouvelles réactions, j'ai varié dans de plus fortes proportions la composition des milieux, en changeant à la fois la concentration du sucre et celle de l'azote ; ensuite,

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et du $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$ à 0,1 p. 100.

j'ai remplacé la glucose par un mélange équivalent de maltose et de xylose ; enfin j'ai préparé des géloses à décoctions de riz, de gruaux, d'amidon et de blé.

Or, les milieux ainsi réalisés ne répondaient pas aux espoirs que j'avais fondés sur eux. Les géloses amylacées, en particulier, ne convenaient pas du tout au parasite. La substitution de l'amidon à la glucose avait comme unique effet de diminuer la production du mycélium aérien et de faire disparaître entièrement les pycnides.

Contrairement à ce que j'avais constaté pour les pycnides des *Ramularia* et des *Ovularia*, le $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ constitue une excellente source d'azote pour le Champignon. En présence, par exemple, de glucose à 1 p. 100 et de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ à 0,1 p. 100, les pycnides sont exactement pareilles, par leur forme, à celles qu'on trouve dans la nature. Seules leurs dimensions sont augmentées, comme d'habitude. L'enveloppe est munie d'un ostiole apical, d'où s'échappent les pycnospores filiformes (fig. 4). En présence de glucose à 0,1 p. 100 et de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ à 1 p. 100, elle s'épaissit, et les pycnospores deviennent plus grosses (fig. 5). Ailleurs, les enveloppes manquent complètement. Ceci est le cas lorsque les pycnides sont entassées les unes sur les autres. Elles sont alors remplacées par des touffes de pycnospores développées à l'intérieur de la gélose (fig. 6). D'autre part, l'augmentation de la glucose à 2 p. 100, avec diminution simultanée à 0,05 p. 100 du $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, a comme résultat la suppression complète des pycnides.

J'ai profité de l'abondance des pycnides dans mes cultures pour étudier de près leur sporogenèse. Voici mes résultats : les cellules brunes, qui tapissent la face inférieure de la cavité pycnidienne, s'enrichissent subitement en protoplasme et subissent des divisions nucléaires (fig. 7) ; puis elles se cloisonnent et se détachent les unes des autres et s'allongent directement en pycnospores.

Je passe à présent aux cultures renfermant du KNO_3 comme source d'azote. En présence de ce sel, les pycnides gardent leur forme normale, mais elles donnent des spores à développement incomplet ; au lieu de s'allonger, celles-ci restent courtes et ont une forme irrégulièrement tordue (fig. 9,

Fig. XXXIV) (1). J'ai essayé de remédier à cet état de choses en augmentant soit la concentration du sucre, soit celle du KNO_3 . Or, l'excès de glucose favorise unilatéralement le développement de l'enveloppe. Il se produit un strome compact renfermant des loges pycnidiennes (fig. 8) (2). Les pycnospores à l'intérieur de ces loges restent anormales.

J'ai fait, ensuite, l'opération contraire, en portant à 4 p. 100 la concentration du KNO_3 . Dans ces conditions, l'enveloppe devient mince, et le tissu sporigène demeure rudimentaire (fig. 10). Somme toute, les milieux à KNO_3 conviennent mal au *Septoria Galeopsidis*. Ce sel est nuisible au développement normal des pycnides à une dose qui, chez les *Ramularia*, favorise au contraire leur croissance. Les anomalies disparaissent, en effet, lorsqu'on diminue à 0,05 p. 100 la concentration du KNO_3 .

Étudions finalement les cultures sur azote organique. La présence de peptone a comme conséquence le développement exubérant, principalement de l'enveloppe pycnidienne ; le tissu sporigène, au contraire, prend une forme irrégulièrement étoilée (fig. 11). Ces mêmes caractères se manifestent sur tous les milieux à peptone, même déséquilibrés (par exemple en présence de glucose à 1 p. 100 et de peptone à 3 p. 100, ou de glucose à 4 p. 100 et de peptone à 1 p. 100). La figure 12 montre, à un fort grossissement, la structure anormale d'un pareil tissu sporigène.

J'ai constaté finalement que la peptone ne peut remplacer la glucose comme source de carbone. Ainsi, en présence de peptone à 2 p. 100 avec une quantité sous-optimale de glucose (0,05 p. 100), les dimensions des pycnides sont considérablement réduites et les spores restent rudimentaires (fig. 13).

Finalement, les cultures faites sur asparagine m'ont révélé des faits intéressants. Les pycnides, tout en gardant leurs dimensions normales, renferment exclusivement des spores bactérioides (fig. 14). La substitution à la glucose d'un mélange

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et du KNO_3 à 1 p. 100.

(2) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 4 p. 100 et du KNO_3 à 1 p. 100.

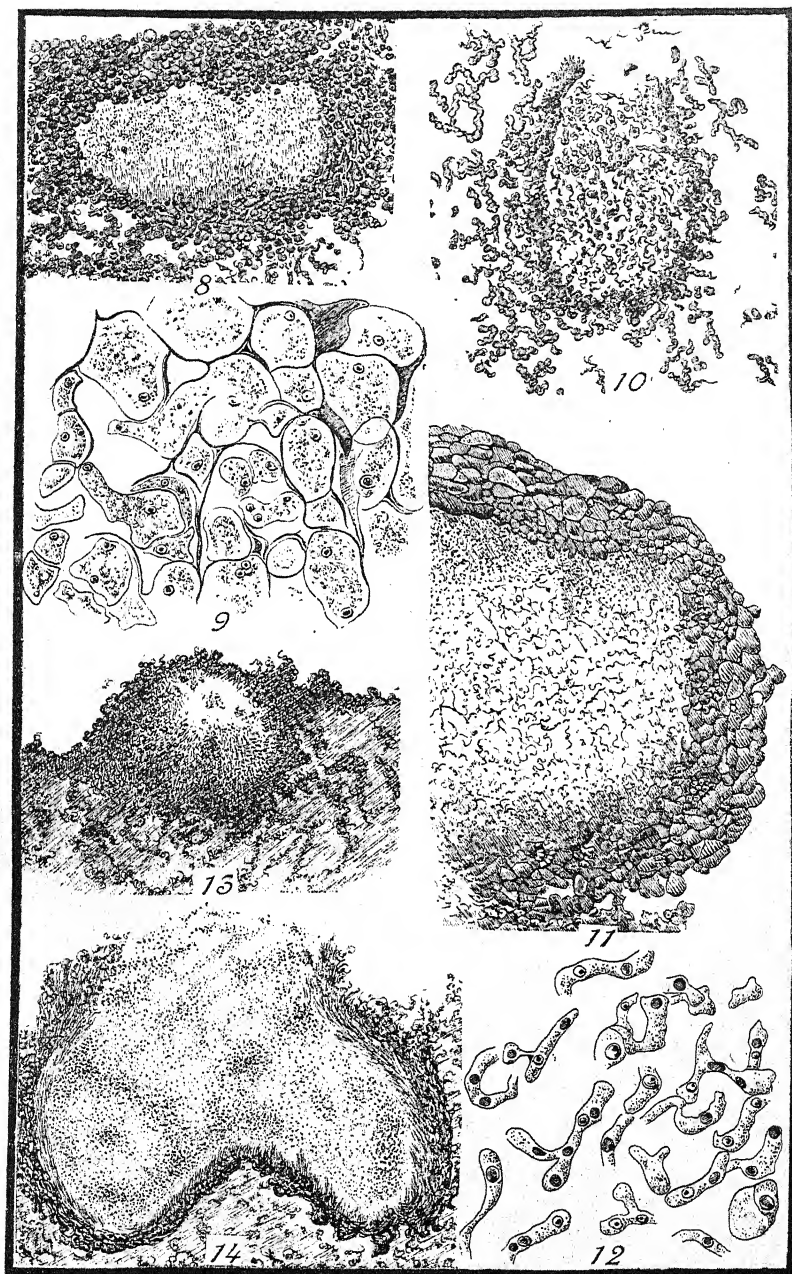


Fig. XXXIV. — *Septoria Galeopsidis*. — 8, 10, 11, 13, 14, Pycnidies cultivées ; 9, 12, Tissus sporigènes. (Gross. : fig. 8-14 : 70, 600, 70, 170, 600, 70, 70.)

de maltose et de xylose ne modifie pas leur aspect. L'effet nocif de l'asparagine disparaît lorsqu'on diminue à 0,1 p. 100 sa concentration.

30. — *Septoria Unedonis* Rob. et Desm.

(Fig. XXXV.)

Au *Septoria Galeopsidis* s'oppose, par son habitat, le *Septoria Unedonis*, parasite de sclérophylles typiques. L'étude de ses réactions, en milieu artificiel, semble donc, *a priori*, présenter un intérêt tout particulier.

J'ai observé le parasite, pendant toute l'année, en Algérie, à l'intérieur des petites taches pourpres dont se couvrent les feuilles de l'*Arbutus Unedo*. Ces taches s'agrandissent irrégulièrement et prennent, après leur dessiccation, une teinte jaunâtre, à l'exception du bord, où se maintient la couleur purpurine. Au centre des plages nécrosées apparaissent de minimes corpuscules noirs, proéminents, qui sont les pycnides.

La formation des pycnides présente certaines particularités. Le mycélium, situé en dessous de l'épiderme, se masse en glomérules constitués de petites cellules à membranes très foncées. Cette coloration est particulièrement intense à la surface des ébauches, où elle voile complètement la structure cellulaire. Il se constitue donc un bouclier compact, analogue à celui que j'ai décrit chez le *Cercospora Smilacina* (fig. 1, Fig. XXXV). Ce massif s'élargit de plus en plus et rompt finalement, par son extension, le tissu épidermique. Dans la même mesure, la partie basale de l'ébauche se creuse dans le mésophylle nécrosé (fig. 2). A son intérieur se différencie un tissu sporigène qui évolue en pycnospores (fig. 3). Celles-ci sont évacuées par un canal longitudinal qui se creuse dans le bouclier. On les voit apparaître sous forme de cirrhes roses lorsqu'on place les pycnides pendant quelques jours en chambre humide.

Cultivées sur lames, les pycnospores donnent un mycé-

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et du KNO³ à 1 p. 100.

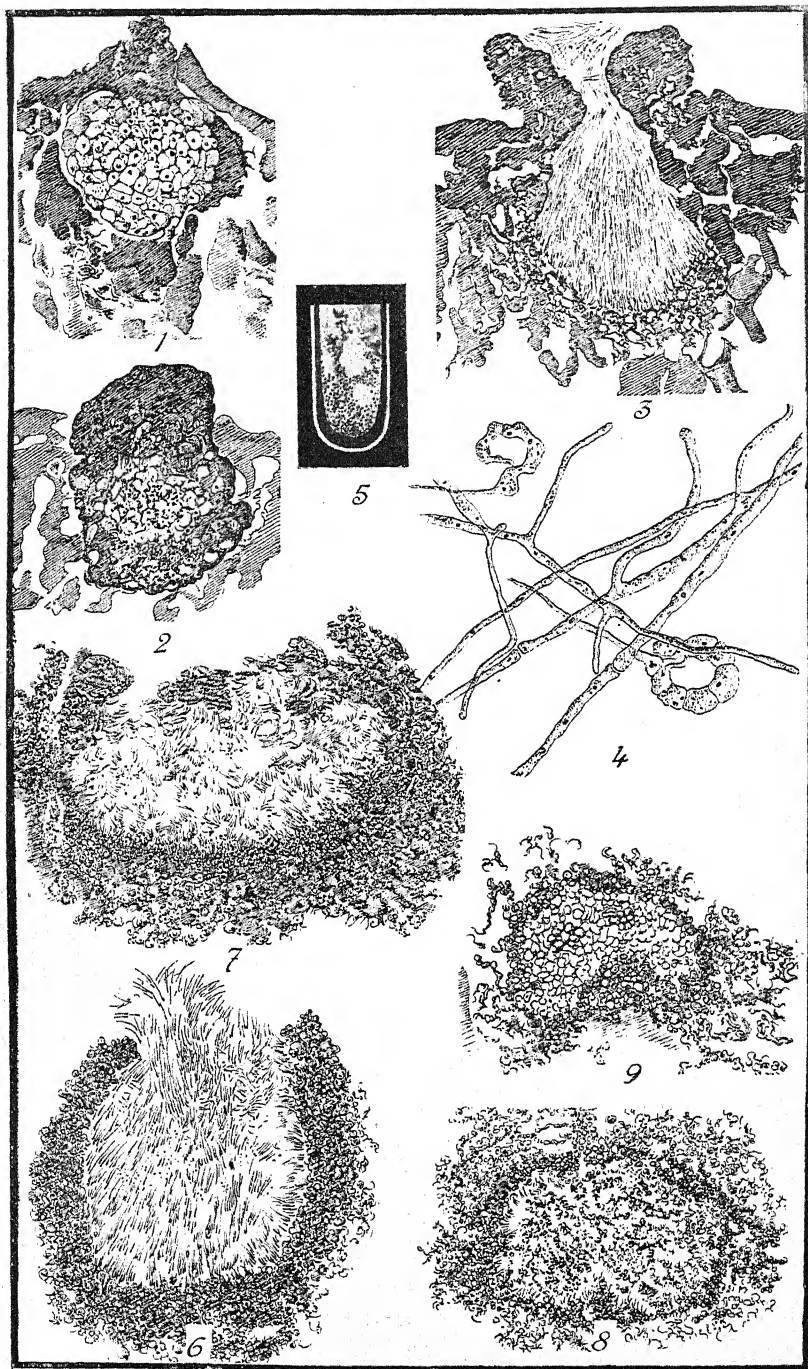


Fig. XXXV. — *Septoria Unedonis*. — 1-3, Développement des pycnides ; 4, Mycélium sur lame ; 5, Culture en tube ; 6-9, Pycnides cultivées. (Gross. : 270, 270, 270, 600, 1, 110, 110, 110, 110.)

lium très grêle et ramifié à cellules polynucléées. Il présente la particularité de produire par endroits des cellules plus épaisses, disposées en crosse d'évêque ; mais nulle part il n'y a eu, dans mes cultures sur lames, la moindre trace de fructifications (fig. 4).

En tubes gélosés, le Champignon ressemble beaucoup au *Septoria Galeopsidis* (fig. 5) (1). On y observe tantôt des pycnides, tantôt un mycélium aérien, tantôt un mélange des deux. En présence de KNO_3 , le mycélium prend le dessus, lorsqu'on lui adjoint comme source de carbone 1 p. 100 de glucose. Dans la même mesure que s'accroît le mycélium, le nombre des pycnides va en diminuant. Cette corrélation entre mycélium et pycnides est moins nette sur les milieux autres que nitrates.

L'étude macroscopique des cultures m'a démontré que les pycnides sont aussi abondantes que chez le *Septoria Galeopsidis*. Elles se distinguent de celles se développant en milieu naturel par leurs dimensions plus considérables et par l'absence du bouclier apical. On pourrait interpréter ces différences de la façon suivante : pour percer les tissus, particulièrement coriaces, de la feuille de l'Arbousier, le parasite se heurte contre une résistance bien plus grande qu'à l'intérieur de la gélose. Arc-boutés contre l'épiderme massif, ses tissus sont comprimés en une croûte compacte, amorphe.

Étudions à présent la structure des pycnides cultivées en milieux synthétiques. A part l'absence du bouclier apical, elle ne diffère pas essentiellement de celle réalisée à l'intérieur des feuilles (sauf pour leurs dimensions). Les pycnides sont fusionnées par groupes en présence de peptone.

Cultivées à la lumière, elles se développent plus en surface qu'à l'obscurité.

Leur structure est tout à fait régulière en présence de KNO_3 (fig. 6) (1). Sur $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, elles renferment des spores plus courtes (fig. 7) (2). Par contre, l'asparagine est franchement

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et du KNO_3 à 0,1 p. 100.

(2) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et du $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ à 1 p. 100.

défavorable à leur croissance normale. Leur enveloppe est lacuneuse, et les tissus sporigènes sont constitués d'un mélange de filaments variqueux, irréguliers (fig. 8) (1). Enfin, sur certains milieux à décoctions, comme par exemple sur agar de malt, les pycnides dégénèrent en glomérules rudimentaires (fig. 9).

31. — *Septoria Flammulæ* Passer. (Fig. XXXVI.)

Le *Septoria Flammulæ* est une autre espèce récoltée en Algérie, où elle vit sur les feuilles caduques du *Clematis Flammula*; le parasite produit de larges taches circulaires d'un rouge brunâtre au début. Leur centre se dessèche, mais les plages infectées gardent un aspect très typique par la présence d'un large ourlet purpurin. A leur intérieur apparaissent des corpuscules noirs proéminents à disposition concentrique.

Des coupes m'ont démontré qu'il s'agit de pycnides. Celles-ci diffèrent des organes correspondants du *Septoria Unedonis*, mais ressemblent, au contraire, aux pycnides du *Septoria Galeopsidis*. Elles sont caractérisées par l'absence d'une enveloppe compacte et d'un bouclier apical (fig. 1, Fig. XXXVI), ce qui correspond tout à fait à leur habitat. Leurs spores, mesurant 25 à 35 μ , sont unicellulaires et bien plus courtes que chez le *Septoria Galeopsidis*.

Les feuilles du *Clematis Flammula*, infectées dès le mois de décembre, se dessèchent et tombent au courant de l'hiver. Au printemps, on les trouve jonchant le sol et transformées par la sécheresse en une masse friable. Néanmoins, les pycnides, renfermées à leur intérieur, maintiennent leur vitalité et ne diffèrent pas, comme aspect, des pycnides d'hiver.

Les pycnospores sont exsudées sous forme de cirrhes orangées qui présentent un matériel très pur pour la culture. Sur lames, elles donnent un mycélium stérile, moins grêle que chez *Septoria Unedonis*; la parenté des deux Champignons ressort de la production, chez l'un et chez l'autre, de fila-

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et de l'asparagine à 1 p. 100.

ments mycéliens, enroulés parfois en crosse d'évêque (fig. 2).

En milieu synthétique, les colonies se distinguent de celles du *Septoria Unedonis* par leur consistance et leur couleur. Elles se présentent toujours sous forme de touffes cotonneuses de couleur brun-rouille (fig. 3) (1), entourées de petits corpuscules noirs qui sont les pycnides. La nuance des colonies varie d'ailleurs suivant la nature du milieu. Elle est d'un brun foncé en présence de peptone à 1 p. 100 ; au lieu d'être cotonneuse, la surface des colonies y devient glabre ; en présence de peptone à 0,1 p. 100, le mycélium aérien prend une couleur blanc rosé. La couleur brun-rouille, typique pour les colonies sur agar de malt, réapparaît en présence de KNO^3 .

L'étude microscopique m'a montré que les pycnides sont nombreuses dans presque tous les milieux. Leur structure se rapproche le plus de celle réalisée dans la nature, lorsqu'on choisit la peptone ou le KNO^3 comme matière azotée (fig. 4) (2). En présence de $(\text{NH}^4)^2\text{SO}^4$, la cavité pycnidienne est remplie partiellement par les spores, qui sont moins longues qu'ailleurs (fig. 5) (3). Finalement, sur gélose à asparagine, les pycnides sont réduites à des amas subsphériques d'hyphes brunes, dépourvues de toute différenciation (fig. 6) (4). Même régression de la structure en milieu à décoctions. Ainsi, sur agar de malt, les contours des pycnides deviennent irréguliers, et leur tissu sporigène n'est presque pas différencié.

Somme toute, les réactions du *Septoria Flammulæ* à l'influence du milieu de culture se rapprochent de celles que j'ai signalées pour le *Septoria Unedonis*.

32. — *Septoria silvicola* Desm. (Fig. XXXVII.)

J'ai récolté ce parasite au mois de mai sur les limbes adultes ou dépérissants de l'*Anemone nemorosa*. Sa présence se

(1) Culture sur malt gélosé.

(2) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et du KNO^3 à 1 p. 100.

(3) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et du $(\text{NH}^4)^2\text{SO}^4$ à 1 p. 100.

(4) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et de l'asparagine à 1 p. 100.

manifeste par l'apparition de taches brunes qui s'étendent en sens longitudinal. Les parties infectées se couvrent de

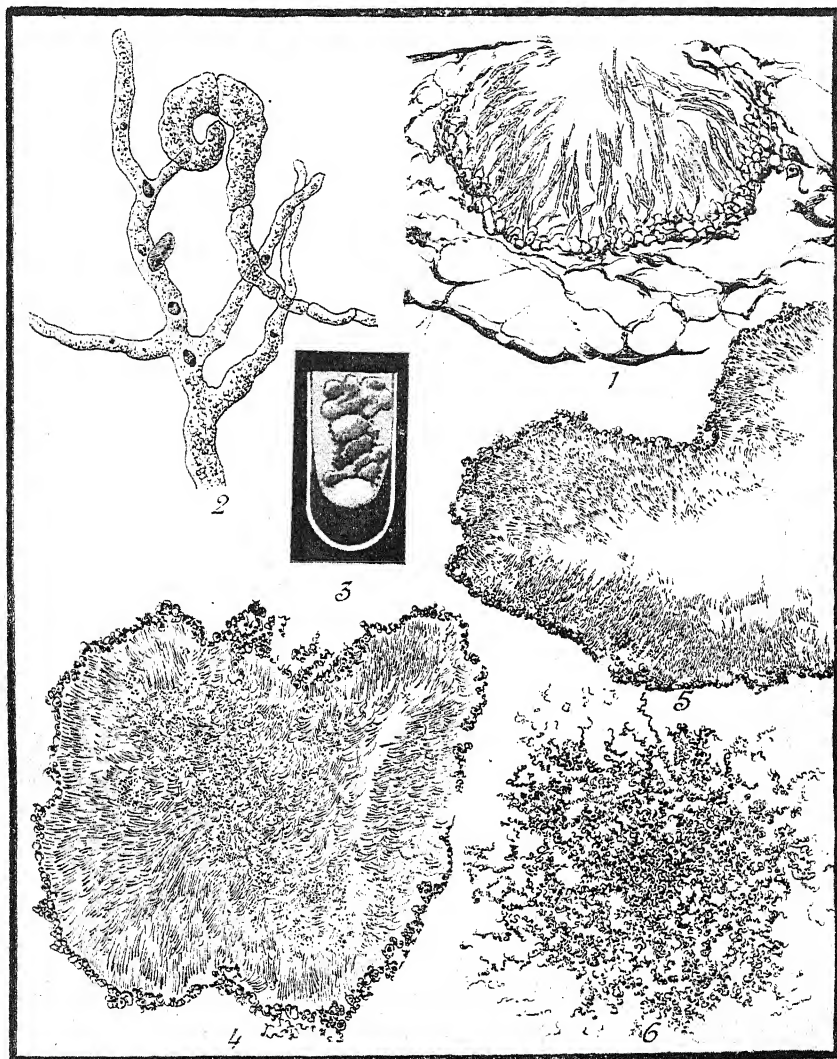


Fig. XXXVI. — *Septoria Flammulae*. — 1, Pycnide (nature); 2, Mycélium sur lame; 3, Culture en tube; 4-6, Pycnides et glomérule (cultivés). (Gross. : 30, 1 300, 1, 130, 130, 170.)

pycnides, corpuscules noirs desquels sortent, après des pluies, des cirrhes blanches. Finalement, les feuilles infectées se recroquevillent et se dessèchent prématurément.

Des coupes faites dans des limbes nouvellement infectés nous permettent de repérer le mycélium du parasite. Celui-ci est constitué de filaments grêles, polynucléés, étroitement figés aux parois cellulaires. Les hyphes pénètrent directement à l'intérieur des cellules et les désorganisent entièrement (fig. 1, Fig. XXXVII). Le mycélium disparaît à un état plus avancé de l'infection, lorsque le parasite a passé à la fructification.

L'aspect des pycnides dépend principalement de leur emplacement dans les tissus. Elles sont cupuliformes dans les couches supérieures (fig. 2), subsphériques dans les assises plus profondes. La cavité pycnidienne est remplie de pycnospores allongées.

Autrement se présentent les pycnides pendant l'hibernation du parasite ; des coupes faites dans ces organes, au mois de décembre, montrent qu'ils ont considérablement épaissi leurs enveloppes. Des pycnospores il ne subsiste que des touffes isolées (fig. 3). La cavité pycnidienne est bordée de filaments variqueux représentant, selon toute évidence, des spores ébauchées, mais arrêtées dans leur développement par les conditions défavorables de l'hiver. Je ferai remarquer que des stades analogues existent chez le *Septoria Galeopsidis* cultivé sur peptone. Les cultures du *Septoria silvicola* lui-même ne m'ont fourni aucun renseignement relatif à leur déterminisme.

Sur lames, le parasite produit un mycélium hyalin (fig. 4), dont les branches latérales, considérablement élargies, peuvent se transformer en *appressoria* (fig. 5).

L'inoculation de ce mycélium sur des feuilles vivantes déclenche les symptômes typiques de la maladie, en particulier le brunissement sectorial des limbes. Mais nulle part je n'ai pu constater la production de pycnides, pas plus qu'en milieu artificiel.

Les colonies du *Septoria silvicola* offrent la particularité intéressante de se creuser à l'intérieur de la gélose ; leur mycélium aérien est toujours faiblement développé (fig. 6) (1).

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 2 p. 100 et du KNO_3 à 0,05 p. 100.

J'ai repiqué ce mycélium sur différents milieux renfermant 0,05, 1,2 ou 4 p. 100 de glucose, combinée à des sels azotés de la même concentration. L'extérieur des colonies n'a pas changé



Fig. XXXVII. — *Septoria silvicola*. — 1, Mycélium ; 2-3, Pycnides (nature) ; 4-5, Mycélium sur lame ; 6, Culture en tube. (Gross. : 600, 176, 270, 600, 600, 1.)

sensiblement, malgré les nombreuses variations apportées à la constitution du milieu. Seul l'aspect du mycélium aérien a été modifié. J'ai constaté, entre autres, que sur un excédent de glucose le Champignon donne une croûte cérébroïde :

L'effet n'est pas différent lorsqu'on remplace la glucose par un mélange de maltose et de xylose, ou lorsqu'on se sert de certains milieux spéciaux recommandés par les mycologues (milieu de Lutz, tiges stérilisées, etc.). Nulle part dans mes cultures, même âgées de plusieurs mois, je n'ai pu découvrir la moindre trace d'une pycnide. Le *Septoria silvicola* correspond donc, par ses réactions culturales, tout à fait au *Septoria Apii maculiformis*. Chez l'un et chez l'autre, toute modification du milieu artificiel est impuissante à déclencher la fructification.

Au *Septoria silvicola* qui réagit à l'influence du milieu artificiel par l'avortement complet de ses carpophores se rattachent d'autres espèces qui ne donnent, en culture, même plus de mycélium normal. Je cite le *Septoria Podagrariæ* (KILLIAN, 1926) (33). Ses conidies inoculées sur géloses ont produit un mycélium tout à fait rudimentaire, constitué de quelques cellules. Malgré sa taille réduite, le mycélium a engendré des conidies libres correspondant aux pycnospores. Enfin le *Septoria (Cylindrosporium) Heraclei* (KILLIAN, 1925) (34). Les pycnospores germent en culture, mais leurs tubes germinatifs, anormalement allongés, s'épuisent finalement sans donner de mycélium.

A l'incapacité croissante de ces deux espèces de s'adapter aux conditions artificielles correspondent certains caractères biologiques, tels qu'ils se manifestent, par exemple, dans leur hibernation. Chez *Septoria Heraclei*, la mort de l'hôte entraîne un arrêt précoce de la croissance et la production d'un strome à fructification endosporée.

Au contraire, *Septoria Podagrariæ* produit encore des pycnides d'hibernation avant l'épuisement complet de son hôte. Mais, à leur intérieur, les cellules génératrices des spores restent courtes au lieu de s'allonger et forment un réseau étoilé. Leur structure correspond tout à fait à celle observée chez *Septoria Galeopsidis* en présence d'un excès de glucose ou de peptone.

Finalement, lorsque les conditions sont particulièrement défavorables au développement des pycnospores, le tissu sporigène du *Septoria Podagrariæ* peut se fractionner en une

multitude de spores bactérioides, tout comme *Septoria Galeopsidis* quand on le cultive sur asparagine.

Il est impossible de déterminer les causes de ces réactions pour le *Septoria Podagrariæ* même, qui refuse tout développement en milieu artificiel. Mais on peut formuler certaines conclusions d'après le comportement des espèces voisines, adaptées aux milieux de culture. Si, par exemple, à l'intérieur des tissus de son hôte, le *Septoria Podagrariæ* réduit son enveloppe et donne des spores bactérioides, on peut attribuer ces réactions aux conditions défavorables de son milieu.

Cette conclusion est appuyée par le fait que l'asparagine, qui déclenche chez d'autres espèces l'apparition de spores bactérioides, est généralement un mauvais aliment pour les pycnides.

Aux espèces étudiées ci-dessus qui s'adaptent mal aux milieux artificiels s'oppose le

35. — *Phleospora Bupleuri*.

J'ai eu l'occasion de cultiver le *Phleospora Bupleuri*, particulièrement intéressant par la précision de ses réactions (Voir ma publication de 1925). Les colonies se présentent très différemment suivant la nature des milieux. Sur farine d'orge à 2 p. 100, il se forme un mycélium cotonneux, dépourvu de pycnides; au contraire, l'emploi de la farine de riz fait prédominer les pycnides aux dépens du mycélium.

Cultivée sur lames, cette espèce se distingue des *Septoria* étudiés ci-dessus par le fait qu'elle produit des conidies libres à la surface du mycélium. Ces conidies sont particulièrement nombreuses sur agar de Carottes, moins nombreuses sur agar de Salep; elles manquent complètement sur agar de malt.

Mes efforts pour déterminer les conditions que déclenchent ces réactions ont abouti aux résultats suivants. La réaction chimique du milieu intervient: sur agar de malt acidifié prévaut le mycélium, sur agar de malt alcalisé les pycnides, massées en croûtes noires. Le même effet peut être obtenu, en

milieux synthétiques, par les variations quantitatives de la glucose. En présence de glucose à 0,1 p. 100 prédominent les pycnides, avec glucose à 1 p. 100 abonde le mycélium.

La teneur du milieu en glucose retentit aussi sur l'emplacement des pycnides. Elles sont formées en surface avec glucose à 1 p. 100, en profondeur avec glucose à 0,1 p. 100.

Le rôle des matières azotées ressort nettement lorsqu'on varie par exemple le $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$. Les pycnides ont une structure normale et renferment des macrospores en présence de 0,1 p. 100 de $(\text{NH}_4)\text{S}^2\text{O}_4$. Lorsqu'on porte à 1 p. 100 sa concentration, elles produisent exclusivement des microspores (4).

Sur asparagine, il n'y a jamais de pycnides normalement développées. Elles sont remplacées par des glomérules renfermant de grandes cellules, riches en protoplasme. J'avais interprété ces dernières comme périthèces ébauchés. Mais l'expérience m'a montré que cette interprétation ne peut plus être maintenue. Je les considère aujourd'hui plutôt comme rudiments de pycnides, arrêtées à l'état d'ébauches.

Ayant repris plus tard mes essais avec les mêmes cultures, repiquées pendant deux ans, j'ai dû constater que leurs caractères avaient subi des changements importants. La croissance végétative prédominait et, au contraire, la production des pycnides était raréfiée. En outre, les réactions du Champignon avaient perdu leur précision. Tout me porte à croire que le parasite avait dégénéré en milieu artificiel.

HYPOMYCES

(Fig. XXXVIII et XL.)

D'après tout ce qui précède, il est impossible de réaliser un milieu spécifique pour la production des conidies. Il en est de même pour les pycnides ; les conditions qui déterminent leur formation dans une espèce ne la favorisent pas nécessairement dans une autre.

En ce qui concerne les conditions physiologiques déterminant

(1) Klebahn signale ces mêmes organes chez *Phleospora Ulmi* cultivé sur agar de Salep (Voir aussi la partie générale de mon travail, p. 263).

la genèse des périthèces, je ne puis donner aucun renseignement pour les espèces considérées. Ces organes, d'après ce que j'ai vu dans beaucoup de cas, présentent une tendance physiologique à avorter. L'action des conditions artificielles est impuissante à en stimuler la production.

Les genres *Ramularia*, *Ovularia*, *Cercospora* et *Septoria* se prêtent donc mal à l'étude de la morphogenèse des périthèces. Pour cette raison, j'ai dû porter mon choix sur un autre matériel. Je me suis décidé pour le genre *Hypomyces*, qui renferme des parasites de *Basidiomycètes* charnus. Ma décision a été inspirée par le fait que, dans leur milieu naturel, au moment de donner des périthèces, certains *Hypomyces* vivent en véritables saprophytes. Tel est le cas, par exemple, de l'*Hypomyces violaceus* et de l'*Hypomyces Solani*, qui produisent des périthèces en grande abondance, même après la disparition complète de leur substratum vivant. Dans d'autres espèces (*Hypomyces rosellus*, *aurantius*), la forme ascosporée a été observée moins fréquemment; chez l'*Hypomyces ochraceus*, elle est généralement remplacée par les sclérotes. Finalement, dans une troisième catégorie, représentée par l'*Hypomyces asterophorus*, elle est complètement supprimée.

De cet aperçu il ressort que la tendance à produire des périthèces est spécifiquement différente; voilà du moins ce que semblent prouver des observations directes; l'expérience seule pourra fournir des renseignements plus précis.

Avant de passer aux résultats de mes propres expériences, je jetterai un coup d'œil rapide sur la littérature relative à la culture du genre *Hypomyces*.

Des espèces appartenant à ce genre ont été cultivées en premier lieu par BREFELD. Cet auteur a obtenu une production abondante de périthèces chez *Hypomyces violaceus* en le cultivant sur pain imprégné de solution nutritive; lesdits organes ont apparu en dessous du mycélium aérien, dès le huitième jour. En même temps, il s'est formé des conidies, jamais des chlamydospores.

Pour ce qui est des autres espèces, également cultivées sur pain, elles n'ont jamais donné de périthèces. Tel est le cas,

par exemple, de l'*Hypomyces Linkii*, qui produisait des conidies et des chlamydospores ; ensuite des *Hypomyces ochraceus* et *rosellus*, qui donnaient encore des glomérules, derniers rudiments de périthèces. Chez certaines espèces disparaissent même les conidies, étouffées par la profusion des chlamydospores ; tel est le cas de l'*Hypomyces chrysospermus* et de l'*Hypomyces Pezizæ*. Finalement l'*Hypomyces lateritius* n'a même plus donné de mycélium en milieu artificiel.

Voilà, brièvement résumées, les observations de BREFELD sur les cultures d'*Hypomyces*. J'ai repris ses essais, et, pour donner plus de précision à mes résultats, je me suis servi principalement de milieux synthétiques.

Comme matériel d'étude, j'ai choisi : *Hypomyces rosellus*, *Hypomyces aurantius* et *Hypomyces chrysospermus*.

36. — *Hypomyces rosellus* (Alb.) Schw. (Fig. XL.)

Il résulte de l'aperçu ci-dessus que BREFELD n'avait jamais obtenu dans ses cultures les périthèces d'*Hypomyces rosellus*. M. MAIRE, ayant fait des cultures, à son tour, a été plus heureux que BREFELD.

Cet auteur a prélevé aseptiquement les ascospores provenant de périthèces et les a déposées sur carottes à jus d'orange. Les cultures lui ont donné un stade conidien, primitivement décrit sous le nom de *Dactylium dendroides* ; celui-ci a continué à se former, pendant un an environ ; subitement, sans raison apparente, une culture a produit, avec la forme conidienne, des périthèces.

Ces organes ayant persisté pendant de nombreux repiquages, de 1920 jusqu'en 1923, M. MAIRE a eu l'obligeance de me passer la culture, qui semblait particulièrement intéressante pour mes études physiologiques. Je l'ai repiquée sur les milieux les plus divers, présumés spécifiques pour le développement de périthèces.

En outre, je me suis servi de mes milieux habituels en variant, dans de larges mesures, leur composition.

Mes essais, sur milieux renfermant une concentration très

élevée (20, 50, 60 p. 100) de glucose, ne m'ont pas fourni le résultat voulu. J'ai constaté que le parasite s'adapte très bien à toutes ces concentrations et qu'il y produit un épais duvet cotonneux. Mais nulle part il n'y a la moindre trace de périthèces, même après des mois de culture. Le résultat n'a pas changé pour des milieux à concentrations sous-optimales. Le Champignon y pousse moins bien, sans fructifier cependant.

Je me suis inspiré ensuite des résultats de quelques auteurs (que je citerai dans la partie générale) de faire fructifier certains Champignons par l'emploi *simultané* de plusieurs milieux. Dans ce but, j'ai déposé concentriquement deux géloses différentes, de manière à permettre au mycélium de les envahir successivement. Généralement j'ai combiné un milieu concentré avec un milieu dilué ou dépourvu d'aliments, et j'ai fait pousser le Champignon de l'un à l'autre, dans les deux sens. Insuccès complet.

Après de longs tâtonnements infructueux, je suis revenu de ces méthodes soi-disant spécifiques, mais inopérantes dans le cas particulier de l'*Hypomyces rosellus*.

J'ai préféré alors utiliser les milieux qui m'avaient servi pour mes études antérieures. Effectivement, l'*Hypomyces* y présente des réactions, frappantes par leur précision. J'ai observé tout particulièrement que le Champignon confère à chacun de ces milieux une coloration très typique, variable suivant la source d'azote et en rapport aussi avec l'hydrate de carbone ; prenons comme exemples les milieux contenant de l'asparagine ; en présence d'asparagine à 0,1 p. 100 et de glucose à 1 p. 100, il se produit un mycélium aérien cotonneux, blanc, disposé par zones ; le milieu prend une teinte typiquement orangée (fig. 1, Fig. XL) ; même résultat en présence de glucose à 1 p. 100 et d'asparagine à 1 p. 100 ; mais ici, la gélose prend une teinte rouge-saumon (fig. 2). Finalement sur agar à glucose à 0,1 p. 100 additionné d'asparagine à 0,1 p. 100, le mycélium aérien est faiblement développé, et la gélose a une teinte jaune très effacée ; puis, ce qui est particulièrement intéressant : après cinq semaines de culture, on voit surgir, au fond des tubes, une zone transversale d'un rouge-carmin très frappant. Celle-ci s'élargit

de plus en plus et montre, en fin de compte, des corpuscules plus foncés, saillants. Ce sont les périthèces (fig. 3).

La gamme des teintes résultant des réactions du Champignon à l'influence du milieu n'est pas épuisée : en remplaçant la glucose par la lévulose, la coloration de l'agar devient rose jaunâtre (fig. 4) (1). Sur xylose, elle vire au rouge-carmin (fig. 5) (2); d'autres teintes que je ne figure pas apparaissent sur arabinose ou galactose : en présence de ces sucres se constituent des petites touffes roses, cotonneuses ; mais nulle part il n'y a la moindre trace de périthèces. Ceux-ci sont confinés aux milieux glucosés.

En variant, sur ces milieux glucosés, la source d'azote, on observe la production abondante de périthèces, lorsqu'on combine la glucose à 1 p. 100 avec KNO^3 à 0,1 p. 100 (fig. 6). Le mycélium aérien, réduit à une touffe floconneuse blanche, reste localisé au bas du tube ; dans la partie supérieure, la gélose prend une teinte rose sur laquelle tranchent les périthèces, rouge-carmin.

On retrouve des périthèces sur des concentrations de glucose allant jusqu'à 5 p. 100, à condition que le pourcentage du sel azoté (asparagine, NH^4NO^3 , KNO^3) ne dépasse pas 0,1 p. 100. Mais, quelle que soit, dans ces milieux, la coloration des géloses, la production des périthèces est toujours liée à l'apparition préalable d'une pigmentation rouge.

Ce fait présente un intérêt tout particulier, vu que la coloration de la gélose indique un changement de sa réaction, dû au métabolisme du Champignon. Effectivement, la pigmentation rouge, précédant l'apparition des périthèces, résulte d'une alcalisation des milieux. Car on peut l'obtenir très facilement, en plaçant une goutte de soude sur un milieu devenu jaune par l'action du Champignon ; par exemple, sur une gélose à $(\text{NH}^4)^+\text{SO}^-$. Par suite du dégagement de H^+SO^- résultant de son métabolisme, la réaction de cette gélose est acide et sa couleur, par conséquent, est jaune.

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la lévulose à 1 p. 100 et de l'asparagine à 0,1 p. 100.

(2) Culture sur milieu synthétique renfermant de la xylose à 1 p. 100 et de l'asparagine à 0,1 p. 100.

J'ai extrait le pigment rouge, en traitant à l'alcool éthylique une culture d'*Hypomyces*, développée sur agar de malt. Le pigment jaune superposé au pigment rouge est resté inclus à l'intérieur de la gélose; le filtrat rouge, placé dans des solutions de p_H différentes, vire au jaune entre $p_H = 4$ et $p_H = 5$.

D'après l'ensemble des réactions, on peut déterminer le pigment rouge comme lipochrome.

Il se retrouve dans les carpophores de certains *Basidiomycètes* charnus; M. MAIRE, l'ayant extrait, a obtenu les mêmes réactions que moi. Des recherches ultérieures dans ces domaines fourniraient certainement des résultats intéressants. Je n'y insiste pas à présent, comme elles ne sont pas en rapport avec le sujet qui nous préoccupe.

La question nous intéresse d'autant moins qu'on ne peut considérer la formation des périthèces comme étant liée directement à l'alcalisation et à l'apparition du pigment rouge.

Les facteurs qui déterminent leur production sont, selon toute évidence, très complexes. L'occasion de revenir sur ce point se présentera d'ailleurs dans un chapitre ultérieur. J'insiste, pour le moment, sur la question de l'influence de la nature chimique du milieu sur le développement des périthèces.

L'action morphogénique des matières azotées autres que l'asparagine et le KNO^3 est restreinte. Elles favorisent unilatéralement la production du mycélium aérien.

Ainsi, en présence de peptone, le mycélium est exubérant et la gélose prend généralement une teinte jaune-ocre (fig. 7) (1); en combinant la peptone avec la xylose, on observe une teinte rouge brunâtre (fig. 8) (2) plus foncée qu'en présence de lévulose + peptone.

Sur sels d'ammonium, la gélose reste incolore, lorsqu'on choisit un tartrate ou un phosphate, combiné à la glucose à 0,1 p. 100. Même résultat avec urée, où prédomine le mycélium cotonneux blanc. En présence de sulfate d'ammonium

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de la peptone à 0,1 p. 100.

(2) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de la peptone à 0,1 p. 100.

(fig. 9) (1) ou d'une dose plus élevée de phosphate (2 p. 100), le milieu prend une teinte jaunâtre.

J'ai constaté, finalement, que ni la surnitratation (4 p. 100) ni la surphosphatation ne favorisent la production des périthèces.

En ce qui concerne ensuite les milieux à décoctions, j'ai obtenu des périthèces exclusivement sur agar de malt glucosé. On ne peut attribuer ce résultat à la présence de maltose qui, en milieux synthétiques, est un mauvais stimulant de périthèces.

Une dernière série de cultures a été faite avec des farines gélosées à 2 ou 0,2 p. 100 (orge, riz, avoine, maïs). La gélose prend une teinte jaune ; une seule fois, en présence de riz à 0,2 p. 100, j'ai vu apparaître une plage rouge, localisée dans la partie inférieure du tube (fig. 9). Au contraire, sur gélose, renfermant 2 p. 100 de riz, cette coloration apparut dans la partie supérieure (fig. 10). Mon espoir d'y voir surgir des périthèces m'a trahi.

L'observation que je viens de relater montre que, si la production des périthèces est liée à la présence d'un pigment rouge, au contraire l'apparition du pigment rouge n'est pas toujours accompagnée de la formation de périthèces. Ceci revient à dire que le développement de ces organes dépend d'une foule de conditions qu'il est difficile de préciser.

Intervient, d'une part, l'âge des cultures ; la forme asporée apparaît toujours avec un certain retard, au plus tôt après trois semaines.

D'autre part, j'ai pu constater que le séjour trop prolongé du Champignon en milieu artificiel entrave finalement sa faculté de fructifier ; après une période de plus de cinq ans, mes cultures ont montré des symptômes typiques de dégénérescence. Le mycélium aérien prédominait partout, et les réactions du Champignon perdaient de leur précision.

Parmi les autres facteurs favorisant le développement des périthèces, je signale l'aération. Lorsque celle-ci est

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de la $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ à 1 p. 100.

bonne, comme en boîtes de Petri, les périthèces sont plus nombreux.

Pour ce qui est de la structure des périthèces, formés en culture, elle ne se distingue en rien de celle qu'on connaît au Champignon dans son milieu naturel. J'ai eu l'occasion, cette année-ci, de comparer les uns aux autres. Par suite des conditions météorologiques favorables au développement de l'*Hypomyces rosellus* en Algérie, le parasite a paru au mois d'avril sur les carpophores du *Polyporus rubriporus* sous forme d'un mycélium cotonneux ; ensuite, il a donné de nombreux périthèces.

La ressemblance entre ces périthèces et ceux cultivés sur gélose est complète, lorsqu'ils se sont développés en présence d'asparagine ; au contraire, en présence de KNO_3 , leur développement reste souvent incomplet, et ils prennent l'aspect de sclérotés stériles.

37. — *Hypomyces aurantius* (Fr.) Tul.

Au *Hypomyces rosellus* se rattache de près, par ses réactions culturales, *Hypomyces aurantius*, parasite des *Polyporées* et *Théléphorées*. M. VINCENS, qui a étudié récemment de développement des conidies et des périthèces, n'a pas réussi à obtenir, dans ses cultures, la forme ascosporee, étouffée, selon lui, par l'abondance des chlamydospores.

Pourtant, quelques années auparavant, M. MAIRE les avait observés dans ses cultures sur carottes. D'après cet auteur, il se produit, après deux ou trois semaines, des macroconidies et ensuite, sur les parties les plus élevées, des périthèces, entourés d'un strome orangé et de chlamydospores, disposées en files.

Depuis sa première trouvaille, M. MAIRE n'avait plus revu ce Champignon. Or, à la fin d'octobre 1926, nous en avons découvert des colonies abondantes dans un ravin humide de la forêt de Baïnem (Alger) sur *Polyporus pergameneus*, dont il détruisait les carpophores. Leurs parties périphériques étaient couvertes d'un mycélium blanc floconneux, entremêlé de touffes de conidiophores. Plus à l'intérieur, ce mycélium

prenait une teinte jaune ; dans les parties anciennes surgissaient des corpuscules d'un rouge orangé, qui étaient les périthèces.

Des visites réitérées à la station de l'*Hypomyces aurantius* m'ont montré que les périthèses disparaissent complètement, dès le mois de décembre ; le Champignon passe l'hiver sous forme de conidiophores ; ceux-ci se maintiennent jusqu'au printemps à la face inférieure des carpophores recroquevillés du *Polypore*.

Pour ce qui concerne les cultures du parasite, je n'ai pas éprouvé les difficultés signalées par VINCENS. Les conidies ensemencées sur agar de malt donnent un mycélium aérien, cotonneux et blanc. Sa croissance est si abondante qu'il remplit de bonne heure tout le tube de culture ; puis apparaissent des conidiophores pareils à ceux qu'on trouve dans la nature ; ils sont confinés exclusivement aux endroits minces de la gélose, donc dans la partie supérieure des tubes.

L'emploi des milieux synthétiques m'a révélé les faits suivants : l'aspect des colonies est bien plus uniforme que chez *Hypomyces rosellus* ; pourtant les différentes cultures se distinguent les unes des autres par leurs nuances ; celle-ci est d'un orangé plus foncé en présence d'azote organique qu'avec azote minéral. Le sulfate d'ammonium est particulièrement défavorable à la production du pigment orangé ; celui-ci disparaît entièrement, lorsqu'on combine ce sel à une dose sous-optimale (0,1 p. 100) de glucose.

La production des périthèces, observée sur plusieurs géloses chez *Hypomyces rosellus*, est bien moins fréquente chez *Hypomyces aurantius* ; elle s'est réalisée sur un seul milieu. Celui-ci, et voici un fait particulièrement intéressant, renfermait de l'asparagine à 0,1 p. 100 et de la glucose à 1 p. 100, donc l'aliment de choix pour les périthèces d'*Hypomyces rosellus*.

Autre analogie : l'apparition des périthèces est liée à un virage du pigment ; ces organes tranchent nettement, chez l'espèce considérée, par leur couleur rouge orangé, sur le fond jaune du milieu ; finalement la production de la forme parfaite est tardive chez l'une et chez l'autre espèce.

A côté de ces ressemblances, j'ai noté les caractères distinctifs suivants : chez *Hypomyces rosellus*, les périthèces sont localisés dans la partie basale du tube de culture ; chez *Hypomyces aurantius*, au contraire, ils occupent la région supérieure du tube, en dessous de la région des conidiophores. Ces derniers prennent peu à peu le dessus et finissent par couvrir entièrement les périthèces.

Les cultures sur asparagine sont demeurées les seules qui m'aient donné des périthèces. Aucune variation, ni de la matière azotée, ni de la matière organique et des substances minérales, n'a pu stimuler leur production.

Pour ce qui est enfin des milieux à décoctions, ils sont nettement inférieurs, comme qualité, aux milieux synthétiques.

La structure des périthèces en culture ne se distingue pas de celle qu'ils présentent dans la nature ; il en est de même pour les conidiophores, dont j'ai pu observer les principales phases en culture sur lames. Je n'insiste pas sur ces faits, étudiés avec précision par VINCENS.

38. — *Hypomyces chrysospermus*.

(Fig. XXXVIII.)

Avec les deux espèces étudiées ci-dessus contraste l'*Hypomyces chrysospermus*, bien connu par les recherches de TULASNE, CORNU, BREFELD ; j'ai trouvé ce parasite sur *Boletus subtomentosus*. Pour en obtenir les périthèces, j'ai fait pourrir les carpophores envahis sous une couche de feuilles mortes ; j'espérais ainsi réaliser les conditions dans lesquelles TULASNE les avait observés dans la nature. Mon insuccès est venu s'ajouter à celui de mes prédécesseurs.

D'après les observations de BREFELD, qui a cultivé le parasite sur pain, il constitue d'abord un mycélium blanc et ensuite des conidies qui apparaissent sur le bord de ce mycélium. Ces conidies sont supprimées par la production exubérante des chlamydospores, qui couvrent d'une poudre jaune les endroits occupés primitivement par le mycélium, tout comme dans la nature.

L'obtention des cultures à partir de ces chlamydo-spores était difficile, vu que la plupart des chlamydo-spores ne germaient pas. Même lorsqu'elles produisaient un tube germinatif, celui-ci fut rapidement couvert par les Bactéries. Pour éliminer ces dernières, je me suis servi, comme milieu de départ, de Carottes plongées dans du jus acide d'Oranges. Les colonies pures ainsi obtenues ont été repiquées sur la série des milieux synthétiques.

L'aspect des cultures est très variable. Tantôt ce sont les chlamydo-spores (fig. XXXVIII, *a*), tantôt c'est le mycélium (*b*) qui prédomine (1). Les colonies prennent une coloration jaune-soufre, orangée, ou même rouge-brique dans le premier cas, blanche dans le second.

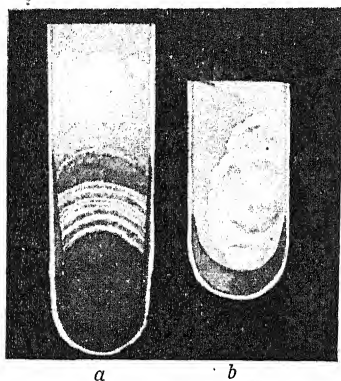


Fig. XXXVIII. — Cultures d'*Hypomyces chrysospermus*.

Comme beaucoup d'autres espèces, étudiées dans ce mémoire, l'*Hypomyces chrysospermus* a une préférence très prononcée pour l'azote organique. Son développement est faible sur KNO_3 ; l'action nocive de cette substance se manifeste même lorsqu'on augmente le pourcentage de la glucose

jusqu'à 5 p. 100; NH_4NO_3 ou le citrate d'ammonium lui semblent moins nuisibles que le KNO_3 ; mais la culture prend un aspect très différent lorsqu'on choisit comme source d'azote l'asparagine ou la peptone; la teinte des colonies, due à l'abondance des chlamydo-spores, est jaune foncé sur gélose renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de la peptone à 0,1 p. 100; elle devient jaune-ocre en présence de glucose à 1 p. 100 et de peptone à 1 p. 100 et vire au rouge-brique avec de la glucose à 5 p. 100 et de la peptone à 1 p. 100. Dans tous ces milieux, les chlamydo-spores sont fréquemment disposées en zones concentriques.

M'inspirant de la théorie de VINCENS, suivant laquelle

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant : *a.* de la lévulose à 0,1 p. 100 et de l'asparagine à 1 p. 100; *b.* de la lévulose à 1 p. 100 et de l'asparagine à 1 p. 100.

l'abondance des chlamydospores étouffe la production des périthèces, j'ai essayé de favoriser cette dernière en diminuant le nombre des chlamydospores. Pour atteindre ce résultat, je me suis servi d'une part de milieux solides, synthétiques, additionnés de certains stimulants (ZnSO_4 à 0,1 p. 100 et du Na_2SiO_3 à 0,005 p. 100), ou bien de plusieurs milieux, de concentration différente, à la fois. Or, dans toutes ces cultures, le mycélium a pris le dessus; nulle part il n'y a eu la moindre trace de périthèces.

DIPLOCLADIUM

37. — *Dipocladium minus* Bonord.

(Fig. XXXIX et XLI.)

Au genre *Hypomyces* se rattache de près le genre *Dipocladium*. Leur parenté ressort principalement de leur forme conidienne, qui est un *Verticillium*; ils se distinguent par la présence de conidies bicellulaires et de chlamydospores, d'aspect variable. Ces différences paraissent trop insignifiantes à certains auteurs pour séparer les deux genres.

Mes essais ont porté sur *Dipocladium minus*, espèce saprophytique trouvée sur une souche pourrie dans la forêt de Bellême (Basse-Normandie). Les cultures de ce Champignon m'ont frappé, dès le début, par leurs réactions tout à fait comparables à celles signalées pour l'*Hypomyces rosellus*. C'est ce qui m'a décidé à joindre à l'étude des parasites celle d'un saprophyte.

Sur lames, le Champignon donne un mycélium, typique par la disposition verticillée, parfois alternante, de ses branches. Leurs extrémités donnent, par bourgeonnement, des conidies hyalines, plus ou moins cylindriques, bicellulaires à l'état adulte, mesurant 12-15, 7-8 μ (fig. 1, Fig. XXXIX). Elles sont réunies par tous les termes de transition aux chlamydospores, également bicellulaires, mais de plus grande taille et munies d'une membrane épaisse (fig. 2). Ces chlamydospores sont isolées ou massées en glomérules à la surface de la gélose. Lorsqu'elles se trouvent à l'intérieur du milieu,

elles sont disposées en chapelets résultant de l'épaississement local de filaments mycéliens (fig. 3).

En tubes, le *Diplocladium* se distingue des *Hypomyces* par l'abondance des conidiophores blancs dont le moutonnement couvre entièrement la surface du milieu. La production des

conidiophores n'est donc pas liée à une certaine dessiccation du substratum, comme chez *Hypomyces aurantius*.

L'intérêt principal de ces cultures réside dans leurs réactions colorantes.

En présence de peptone, les colonies prennent une teinte rouge-carmin (par exemple, avec peptone à 1 p. 100 et avec glucose à 1 p. 100) (fig. 7, Fig. XLI). Celle-ci se maintient lorsqu'on augmente à 5 p. 100 la glucose et à 2 p. 100 la peptone (fig. 8). Elle fait place à une colo-

ration jaune lorsqu'on diminue à 0,01 p. 100 la concentration de la peptone (fig. 9).

Si les teintes du *Diplocladium* correspondent aux mêmes réactions chimiques du milieu que celles de l'*Hypomyces rosellus*, on pourrait formuler les conclusions suivantes : en présence d'une dose moyenne (1-2 p. 100), la peptone confère au milieu une réaction alcaline. Avec 0,01 p. 100 de peptone, l'acidification par la glucose prend le dessus.

Des faits analogues ont été constatés en présence de KNO_3 ; ainsi, la teinte des colonies est d'un rouge pourpre très frap-

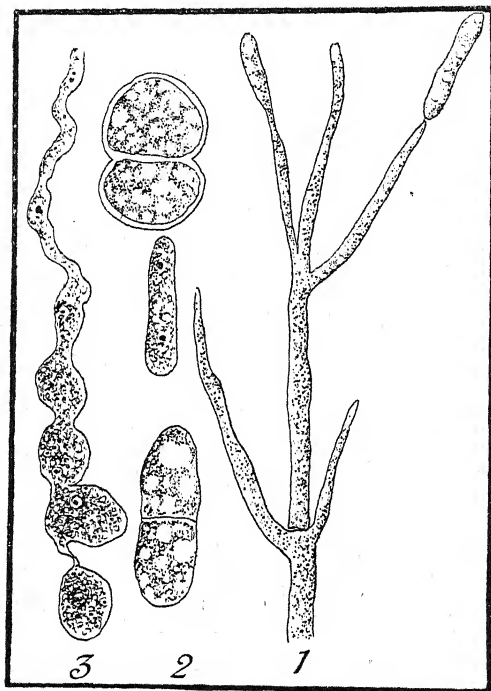


Fig. XXXIX. — *Diplocladium minus*. — 1, Conidiophore; 2, Conidies et chlamydospores; 3, Chlamydospores intramatriciales (cultivées). (Gross.: 1300, 1300, 600.)

pant en présence de glucose à 1 p. 100 et de KNO_3 à 0,1 p. 100 (fig. 10) ; mais elle vire au jaune par l'augmentation à 5 p. 100 de la glucose et par la diminution à 0,05 p. 100 du KNO_3 (fig. 11).

Comme contre-preuve de mon hypothèse, je signale le fait que les cultures en milieu renfermant du $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ont toujours une teinte jaune. Suivant la teneur en $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, leur nuance varie du jaune d'or [en présence de glucose à 5 p. 100 additionné de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ à 0,005 p. 100] (fig. 12)] au jaune rosé, sur gélose renferment 2 p. 100 de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ (fig. 13). Dans ces conditions, la surface des colonies est glabre et luisante, et les conidiophores manquent complètement. Au contraire, en présence d'une dose réduite de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, les colonies sont cotonneuses, par suite de la prédominance du mycélium aérien ; les conidiophores se forment tardivement et en grand nombre.

En présence d'asparagine, finalement prédomine la pigmentation rouge ; mais, lorsqu'on augmente à 5 p. 100 la teneur du milieu en glucose, en déprimant à 0,005 p. 100 celle de l'asparagine, les cultures deviennent jaunes.

J'ai répété ces essais, avec le même succès, à deux reprises ; les réactions sont d'ailleurs identiques, qu'on prenne comme matériel d'ensemencement des colonies rouges ou des colonies jaunes.

Pour terminer, je signalerai l'observation suivante : sur certains milieux, on trouve entre la gélose et le verre de nombreux petits points rouge foncé ; comme il s'agissait précisément des milieux qui m'avaient donné des périthèces dans le cas de l'*Hypomyces rosellus* (par exemple, les géloses à glucose à 0,1 p. 100 et KNO_3 à 1 p. 100), je m'attendais au même résultat pour le *Diplocadium minus*. L'observation au microscope m'a démontré qu'il s'agissait, en réalité, de chlamydospores, massées en glomérules.

On serait tenté d'en conclure que la production des chlamydospores et celle des périthèces dépend de conditions analogues.

Les renseignements que j'ai pu obtenir sur ce point dans la littérature ne sont pas nombreux.

Chez les *Fusarium*, les chlamydospores apparaissent lorsque le développement végétatif est sur son déclin (APPEL et WOLLENWEBER), pareillement aux périthèces.

LASNIER trouve que la production de chlamydo-spores chez le *Glæosporium Cattleyæ* ne dépend pas directement de la pauvreté du milieu ; mais elles apparaissent d'autant plus vite que le milieu est plus pauvre. Chez *Glomerella rufomaculans*, au contraire, les chlamydo-spores résultent de l'épuisement du milieu ou du contact du mycélium avec les parois du tube.

Je n'insiste pas davantage sur la question des chlamydo-spores, d'autant plus qu'il s'agit d'organes mal définis. Avec KLEBAHN (*Haupt und Nebenfruchtformen*, p. 36), je les rapprocherais de préférence des conidies.

III. — LITTÉRATURE GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS

Voilà de quelle façon réagissent à l'influence du milieu de culture les Champignons étudiés dans ce mémoire. Pour tirer de ces observations toutes les conclusions qu'elles comportent, il est indispensable de jeter un coup d'œil sur les résultats des auteurs qui se sont occupés de questions analogues.

C'est le mérite, en premier lieu, de KLEBS et de KAUFFMANN d'avoir attiré l'attention des mycologues sur le problème de l'influence morphogénique du milieu. Comme matériel, ils ont choisi des espèces aquatiques et surtout des *Saprolegnia*, particulièrement favorables à leurs études. Ces Champignons, on le sait, réagissent avec force et spontanéité à l'action des conditions extérieures. Ils donnent à volonté soit des organes végétatifs, soit des organes de multiplication, soit des organes de reproduction. Ce serait répéter des choses trop connues que d'insister sur les détails.

Sous l'emprise des théories si séduisantes de KLEBS, de nombreux chercheurs ont fait de nouvelles études physiologiques sur les *Saprolegniées* et sur d'autres Champignons aquatiques et aériens. Ils ont pu confirmer, dans beaucoup de cas, l'idée fondamentale du maître, suivant laquelle l'arrêt brusque de la croissance, résultant de l'inanition, déclenche la production des organes de multiplication et de reproduction. Je cite dans cet ordre d'idées les observations de RACIBORSKY sur *Basidiobolus*, puis celles de BREFELD sur

Ascoidea rubescens. Cette espèce, qui fructifie en milieu liquide et en milieu solide, fournit une transition entre les espèces aquatiques et les espèces aériennes.

Quant aux espèces aériennes, dont les réactions appuient la thèse de KLEBS, je cite *Pestalozzia palmarum* (LEININGER), *Ascophanus carneus* (TERNETZ), *Nectria cinnabarina* (WERNER), *Fusarium* sp. (APPEL et WOLLENWEBER), *Coprinus*, *Sporodinia*, *Didymium effusum*.

D'après ces données, il est possible d'orienter à volonté le développement de Champignons appartenant aux groupes les plus divers. Leur mode de reproduction dépend principalement des changements quantitatifs et qualitatifs de la nutrition, mais aussi de l'influence de certains facteurs physiques, tels que l'air, la lumière et la température.

En présence de ces succès éblouissants, on ne s'étonnera pas qu'on ait songé à généraliser les résultats.

Cependant, la reprise expérimentale du problème n'a pas manqué, dans la suite, de causer une certaine déception. Les recherches faites sur les Champignons aériens, mais aussi sur les *Saprologniées* (par exemple de PIETERS), ont montré que les choses sont plus compliquées qu'on ne l'avait admis jusqu'à ce moment. L'influence du milieu peut agir d'une façon très différente, même souvent opposée, sur des espèces voisines.

D'autre part, on a trouvé que la production des divers carpophores d'un même Champignon ne dépend pas du même facteur, d'intensité variable, comme l'avait admis KLEBS ; et plus encore : souvent les conditions extérieures n'agissent pas d'une façon identique sur tous les individus d'une même espèce.

Bref, il apparut de plus en plus que KLEBS avait méconnu le fait que tout organisme possède des qualités inhérentes, grâce auxquelles il présente des *variations, indépendantes de l'influence du milieu*.

Il ressort de nombreuses indications dans la littérature que ces variations se manifestent par les réactions du Champignon, soit en milieu naturel, soit en milieu artificiel.

Une mise au point que je viens de publier sur ce sujet me dispense d'y insister.

Ceci posé, il me semble inadmissible de traiter d'une manière générale de l'influence du milieu sur la formation des organes de multiplication et de reproduction chez les Champignons. Je préfère discuter la physiologie de ces organes, les uns après les autres, en me limitant aux groupes des *Ascomycètes* et des *Deutéromycètes*, sur lesquels ont porté mes recherches.

1. — Le déterminisme des différents organes.

a. — CONIDIES.

Études de près la littérature relative à l'action des conditions externes sur la production des conidies. La thèse suivant laquelle la formation des conidies peut résulter d'une *modification quantitative* de la nourriture a pu être confirmée tout récemment dans mon travail sur le *Vermicularia Eryngii* (1926).

L'abondance soit du mycélium, soit des conidiophores, dépend de la quantité de la source azotée, lorsque celle-ci est organique. Ainsi, en présence de peptone ou d'asparagine, en dose sous-optimale (0,1 p. 100), la croissance végétative prédomine ; avec 1 p. 100 de ces mêmes substances, au contraire, les carpophores abondent ; la concentration de la glucose (à 0,1 ou 1 p. 100) ne modifie pas sensiblement ce résultat.

Par contre, en présence de KNO_3 , c'est le pourcentage de la glucose qui est décisif ; en présence de glucose à 0,1 p. 100, le mycélium fait entièrement défaut, mais les carpophores sont nombreux ; il prime, au contraire, lorsqu'on décuple la quantité de glucose.

À côté de la quantité, la *qualité* de la nourriture joue un rôle fondamental dans la production des conidies. L'une est tout aussi importante que l'autre dans la sporogenèse de l'*Helminthosporium sativum* (selon STEVENS).

La formation de conidies a été constatée sur les milieux les plus divers ; cependant la présence de matières organiques leur est indispensable, selon l'avis unanime des mycologues ;

lorsqu'on incorpore au milieu de culture une substance organique de qualité moyenne, la croissance végétative est ralentie, et les conidies prennent le dessus. Ce fait ressort nettement des observations suivantes : l'amidon, qui constitue un aliment de valeur moyenne pour les *Fusarium*, stimule (selon BROWN) la sporulation ; au contraire, la glucose favorise, unilatéralement, le développement mycélien.

Cette prédominance du mycélium aux dépens des conidies ; en présence de glucose, a été constatée également dans les cas de l'*Alternaria* (BOLLE), *Fusarium acuminatum* (BROWN), *Pestalozzia Palmarum* (LEININGER).

Pour le *Colletotrichum Lindemuthianum*, SCHAFFNIT et BÖNING ont fait les observations suivantes : une concentration de 10 à 20 p. 100 de sucre est optimale pour la production du mycélium, qui atteint son minimum à 0,5 p. 100. La légumine, au contraire, favorise unilatéralement le développement des conidies, par contraste à la peptone, qui retarde la sporogénèse. D'ailleurs, cette observation s'applique uniquement au mycélium, soit jeune, soit vieux.

Chez les *Fumaginées* (SCHOSTAKOWITSCH), la formation des conidies est également empêchée par la présence de peptone.

L'asparagine, qui est un aliment de valeur moyenne, entrave moins la sporulation que la peptone.

Pour ce qui est de l'action des matières minérales sur le développement des conidies, j'insisterai principalement sur les sels azotés. On a observé fréquemment que les conidies sont supprimées en présence de sels d'ammonium, et on a attribué l'action stérilisante de ces sels à la formation d'acides, dégagés par l'utilisation de l'ammonium. Cette interprétation est prouvée par le fait que l'addition d'acides minéraux est équivalente à l'emploi de sels d'ammonium, et que, d'autre part, la neutralisation des acides stimule la sporogénèse. Au contraire, en présence de sels d'ammonium organiques, les conidies abondent, les acides dégagés ne leur étant pas nuisibles. D'ailleurs, l'apparition de conidies en milieu tournesolé, renfermant des sels d'ammonium, coïncide toujours avec la neutralisation du milieu (*Hypocrea rufa*, selon MEDISCH).

Cette interprétation s'applique aussi au cas du *Vermicularia Eryngii*. J'ai constaté que mes cultures étaient stériles en présence de $(\text{NH}_4)\text{S}_2\text{O}_4$, mais qu'elles fructifiaient avec du citrate d'ammonium.

L'influence des acides libres ressort, d'autre part, des résultats de BROWN sur le *Fusarium acuminatum*. Dans cette espèce, la présence de phosphates acides augmente la croissance végétative, tout en réduisant la sporulation ; au contraire, les phosphates neutres stimulent la sporulation tout en déprimant le développement du mycélium.

Rien ne serait cependant plus faux que de vouloir tirer de ces observations des conclusions générales. En ce qui concerne leur sensibilité à l'action des acides, les différents Champignons présentent des caractères diamétralement opposés. Ainsi, chez le *Sclerotinia fructigena*, l'emploi de 7,5 p. 100 d'acide malique est, selon WILTSHIRE, le meilleur moyen pour obtenir la production de conidies. De même, en présence de sels d'ammonium, la sporulation prime la croissance végétative chez le *Sterigmatocystis nigra* (TERROINE) (1).

L'action favorable des combinaisons ammoniacales sur la sporulation du *Sterigmatocystis nigra* ressort également des observations de MOLLIARD. Cet auteur a trouvé que leur présence peut contre-balancer l'effet nuisible d'une surnitration. Seul le phosphate acide d'ammonium est franchement défavorable au développement des conidies.

Il résulte de ce qui précède que les sels d'ammonium retardent souvent la formation de conidies par le dégagement d'acides, mais que ces acides ne sont pas toujours nuisibles à la sporogénèse.

En ce qui concerne les *substances minérales autres qu'azotées*, leur action est plus importante qu'on ne l'avait supposé autrefois ; même les quantités minimales des sels solubles contenues dans les verres de culture ont une influence très prononcée sur la sporulation d'*Aspergillus niger*, selon LAPALAINEN.

C'est surtout le mérite de MOLLIARD d'avoir fourni des renseignements précis sur le rôle desdites substances.

(1) Communication orale.

Il trouve que la diminution quantitative, — en particulier des phosphates, — favorise la sporulation du *Sterigmatocystis nigra*. Seul, le K fait exception à cette règle, sa diminution n'ayant aucun effet sur la sporulation. Pour stimuler la production des conidies, il faut diminuer simultanément la concentration du K et celle du P. Des conidies apparaissent aussi, lorsque le K, tout en étant dilué, est en excès vis-à-vis du P.

Des matières minérales *nutritives*, il n'y a qu'un pas aux matières minérales *stimulantes*. Celles-ci présentent la particularité de favoriser le développement des colonies et surtout du mycélium, sans entrer obligatoirement dans la composition des milieux nutritifs. Or, l'action stimulante de ces sels sur la sporulation est loin de se manifester partout. Dans beaucoup de cas, les conidies sont tout aussi abondantes en présence qu'en l'absence de stimulants.

D'après ce qui précède, la sporulation est souvent en rapport direct avec la composition quantitative et qualitative du milieu. Mais l'action de la nutrition peut aussi être indirecte ; on sait, en effet, que la qualité du milieu peut changer fondamentalement par l'accumulation des *produits du métabolisme* résultant de l'activité du Champignon.

Ces faits ont été révélés par les intéressantes recherches de BROWN sur *Fusarium acuminatum*, dont voici les points essentiels : d'après cet auteur, il se produit, à un moment donné, un épuisement de la nourriture qui amène une autolyse du mycélium, avec accumulation des produits du métabolisme. A condition de ne pas être trop intense, cette accumulation entraîne automatiquement la production des conidies. Comme, d'autre part, la sensibilité des différentes espèces et races envers ces déchets est inégale, il en résulte que le point critique pour la sporulation varie, suivant les espèces et les races considérées.

Voilà comment se manifestent l'action directe et l'action indirecte de la nutrition sur la sporulation. Or, dans la plupart des cas, la composition chimique du milieu n'est pas seule à influencer sur le développement des conidies. Intervient aussi toute la série des conditions *physiques*.

Prenons la *température*. Chez *Eurotium repens*, selon KLEBS, une température de 15 p. 100 favorise unilatéralement la production des conidies. Cet optimum n'est pas absolu, mais il dépend essentiellement de la nutrition. De toute façon, les limites thermales sont plus étroites pour la production des organes de multiplication que pour la croissance végétative.

KLEBS attribue ensuite une importance fondamentale, pour la conidigénèse, à l'*aération* du milieu. Les différences très prononcées entre les cultures en milieu liquide, où prédomine la croissance végétative, et les cultures sur milieu solide, où il peut y avoir sporulation, seraient en grande partie imputables aux différences d'aération.

Celle-ci, d'autre part, est intimement liée à l'*humidité atmosphérique*. Son action se manifeste, chez *Eurotium repens*, par exemple, en ce sens, qu'elle entrave la sporulation quand elle est excessive; au contraire, lorsqu'elle est faible, elle stimule la production des conidies. *Botrytis cinerea* (KISSLING) donne des conidies dans des conditions hygrométriques telles qu'elles sont réalisées en flacons Erlenmeyer, moins en boîtes de Petri. Il en est de même pour les *Helminthosporium*, qui sporulent (selon RAVN) lorsque l'air n'est pas saturé d'humidité.

L'action de l'aération est considérée par KLEBS, comme indirecte, mais elle influe directement sur la fonction *transpiratoire*.

Il faut tenir compte, dans ce même ordre d'idées, de l'*humidité du milieu de culture*. Chez *Eurotium repens*, la sporulation est à son optimum lorsque le milieu n'est pas trop humide. Elle fait défaut sur milieu riche en eau, équivalant à un liquide.

La sporulation dépend d'ailleurs moins de sa teneur absolue en eau que de sa quantité relative (KLEBS). On sait, d'autre part, que la concentration aqueuse détermine la pression osmotique et que celle-ci exerce une action régulatrice sur l'absorption d'eau. Or, les conidiophores se constituent uniquement quand cette absorption est limitée.

Après avoir considéré le rôle de l'eau dans la sporulation,

je passe à l'action de la *lumière*. Celle-ci serait également indirecte et influencerait, selon KLEBS, en première ligne, sur la transpiration.

D'une manière générale, la lumière diminue la sporulation (comme l'ont signalé APPEL et WOLLENWEBER pour les *Fusarium*). Ou bien elle l'entrave complètement ; ce fait a été constaté chez le *Botrytis cinerea*, qui sporule exclusivement pendant la nuit. Ici, l'action combinée de l'éclairage du jour et de l'obscurité de la nuit se manifeste par la production d'anneaux concentriques qui correspondent au développement nocturne des conidies.

Il serait absolument faux de vouloir généraliser les résultats obtenus sur le *Botrytis cinerea*. Ailleurs, comme par exemple chez le *Monilia fructigena*, la lumière stimule la sporulation (MOLZ). Dans d'autres cas, la production d'anneaux est indépendante de l'éclairage et est en rapport avec la nutrition.

Finalement, dans une certaine catégorie de Champignons, la sporulation s'effectue ainsi bien à la lumière qu'à l'obscurité. Ceci est réalisé, par exemple chez *Eurotium repens* et chez *Colletotrichum Lindemuthianum*.

Somme toute, l'influence de la lumière sur la formation des spores peut être fondamentalement différente, suivant les espèces considérées.

Cette même observation s'applique aussi aux diverses radiations lumineuses ; pour cette raison, je n'y insiste pas.

Parmi les facteurs autres que physiques, en rapport avec la sporulation, je mentionnerai ensuite l'*origine des cultures*. APPEL et WOLLENWEBER ont trouvé que les conidies des *Fusarium* se produisent de préférence dans des cultures conidigènes ; ils attribuent à ce facteur un rôle plus important qu'à la nutrition. KLEBAHN trouve d'autres différences (relatives à la production des chlamydo-spores) entre ses cultures conidigènes et ses cultures ascogènes.

D'autres chercheurs ayant étudié à cet égard des espèces différentes n'arrivent pas à ces conclusions.

De même, mes observations sur les cultures ascogènes et les cultures conidigènes du *Ramularia variabilis* ne plaident pas en faveur des théories d'APPEL et de WOLLENWEBER.

Intervient finalement l'âge des cultures ; des colonies jeunes de *Sclerotinia Libertiana* ne donnent pas de conidies, selon PELTIER.

Après avoir résumé la littérature relative à l'action du milieu sur la production des conidies, je passe à mes propres résultats.

J'ai trouvé, tout d'abord, que la méthode des cultures en tubes, à laquelle je me suis principalement attaché, est peu favorable au développement des conidies, en particulier pour les espèces considérées. L'humidité atmosphérique, excessive à l'intérieur des tubes, fait prédominer la croissance du mycélium, dont l'abondance étouffe les organes de multiplication.

Au contraire, la dessiccation exerce une action stimulante sur la production des conidies ; ce fait est réalisé dans le cas de l'*Hypomyces aurantius*, qui sporule exclusivement aux endroits les plus secs des tubes. Toutefois, il est impossible d'appliquer cette observation à toutes les autres espèces. Ainsi, le *Diplocladium minus*, qui a des conidiophores très semblables à ceux de l'*Hypomyces*, les forme indistinctement sur toute la surface de la gélose.

D'autre part, le fait que les cultures sur lames se prêtent bien mieux au développement des conidies peut être considéré comme résultant de leur dessiccation plus rapide. Effectivement, la plupart des espèces à fructification externe, même certains *Septoria* et le *Phleospora* à fructification interne, y donnent régulièrement des conidies. D'autres, au contraire, ne sporulent jamais en culture sur lames. Ce fait démontre nettement que l'influence du milieu est toujours subordonnée à celle des facteurs inhérents.

Sans prétendre avoir réalisé toutes les variations possibles des milieux de culture, j'arrive aux conclusions suivantes : les conditions favorables à la sporulation diffèrent d'une espèce à l'autre, et il est, par conséquent, difficile d'établir, à leur sujet, une loi générale. Mes résultats corroborent donc entièrement les conclusions de BROWN.

J'ai pu faire, dans la nature, quelques observations supplémentaires relatives à l'influence du milieu sur l'appareil conidifère. J'ai constaté que les filaments conidifères du *Ramularia Uredinis* ne sont jamais associés en véritables conidiophores.

J'attribue cette réduction à l'action modifiante du milieu naturel, constitué par les sores du *Melampsora Hypericorum* ; de consistance homogène, elles n'offrent pas plus de résistance à la pénétration que la gélose, d'où la ressemblance des conidiophores sur les deux milieux.

Cette interprétation est appuyée par d'autres faits. J'ai observé que certains *Ramularia* (*Cicutæ*, *Prenanthis*), parasites de feuilles tendres, simplifient également leur appareil conidifère : celui-ci est réduit à des filaments, rangés parallèlement, dépourvus de plectenchyme basal.

Une seconde preuve, en faveur de cette hypothèse, est présentée par le cas du *Ramularia Geranii pyrenaici*,¹ où l'on peut trouver en même temps des conidiophores simples et des conidiophores complexes. Les premiers se forment exclusivement sur des feuilles jeunes et minces, les autres sur les feuilles adultes.

D'autre part, la structure des conidiophores dépend essentiellement de leur mode de développement. Ils peuvent se constituer de deux façons différentes : ou bien ils s'ébauchent dans la cavité sous-stomatique ; dans ce cas, l'épiderme reste intact (*Ramularia Lampsanæ*, *variabilis*, *Leonuri*), et l'appareil fructifère est formé d'un faisceau de *filaments parallèles* ; ou bien les conidiophores se développent dans l'épiderme, ou dans les tissus sous-jacents, en *pelotons mycéliens* ; le Champignon rompt alors directement l'épiderme foliaire et en amène la nécrose. Les deux modes de sporulation sont adoptés successivement chez le *Ramularia variabilis*.

Ces faits démontrent qu'il ne faut pas attribuer de valeur taxonomique à la structure des conidiophores, contrairement à ce que prétend V. HÖHNEL.

b. — SCLÉROTES.

D'après ce qui précède, il existe un certain antagonisme entre les conditions stimulant la production des conidies et celles qui déterminent la croissance du mycélium. Les influences favorables au développement des conidies dépriment, d'autre part, la formation des sclérotés. Ce fait est prouvé par les essais de *Reidemeister* sur *Botrytis cinerea* qui

donne à la lumière plutôt des conidies, à l'obscurité plutôt des sclérotés ; il ressort aussi des observations de BEAUVERIE sur *Aspergillus variabilis*. Ici, les sclérotés apparaissent en automne après l'épuisement de la fructification conidienne.

Il en est de même pour le *Fusarium acuminatum*, où les deux catégories de carpophores, sclérotés et conidies, ne coexistent jamais, selon BROWN.

D'autre part, les observations de cet auteur en milieux synthétiques ont prouvé qu'il y a formation de sclérotés, lorsque le milieu est riche en hydrates de carbone et lorsqu'il n'est pas chargé de produits du métabolisme. Chez le *Botrytis*, de même, le mycélium donne des sclérotés, lorsqu'il a poussé, pendant un certain temps, sur un substratum riche ; quand, au contraire, il a dû végéter dans des conditions précaires, on voit prédominer les conidies (KISSLING).

Des observations analogues ont été faites par MOLZ pour les sclérotés du *Sclerotinia fructigena*, par moi-même pour le *Sclerotinia cinerea*.

Parmi les divers facteurs qui exercent une action stimulante sur le développement des sclérotés, je cite l'acidité du milieu et la présence de phosphates. Ces faits ont été constatés sur le *Botrytis* par PELTIER et par REIDEMEISTER.

Quant aux autres conditions favorables à la production des sclérotés, ont été indiquées : la dessiccation du milieu (STEVENS, *Helminthosporium sativum*) et l'obscurité (MOLZ) (*Sclerotinia fructigena*). Finalement, chez les *Sclerotinia*, l'abondance des sclérotés est en rapport avec le degré du parasitisme : plus une espèce est parasitaire, plus elle a la tendance d'en produire (PELTIER). J'ai confirmé cette interprétation par mes propres recherches sur le *Sclerotinia cinerea*.

Des sclérotés il n'y a qu'un pas aux carpophores fertiles, à fructification soit endosporée, soit exosporée. Chez le *Botrytis*, parasite des vignes, les sclérotés peuvent donner, selon ISTVANFFI, tantôt des conidies, tantôt des apothécies, tantôt les uns et les autres. Chez d'autres *Botrytis*, ils sont massifs lorsqu'on maintient les cultures à 18°, mais produisent des microconidies à 27° (KISSLING).

De même, chez les *Fusarium*, les sclérotés stériles sont

réunis par tous les termes de transition aux sclérotés à conidies externes et aux sclérotés à conidies internes ; la formation des uns et des autres, en milieu artificiel, dépend essentiellement de la nutrition.

Pareille métamorphose des sclérotés a été signalée pour plusieurs autres espèces ; je cite le *Pestalozzia Palmarum* (LEININGER). Ici les sclérotés isolés (pseudo-pycnides) prévalent en milieu solide, mais confluent en stromes en présence de saccharose ; ils font, au contraire, défaut sur milieu à faible dose de glucose. En milieux liquides, finalement, ils sont remplacés par des pycnides.

Chez *Colletotrichum Lindemuthianum*, les sclérotés (pseudo-pycnides) résultent également d'une diminution de la glucose (SCHAFFNIT et BONING).

c. — PYCNIDES.

Étant donnée la parenté étroite entre sclérotés et carpophores fertiles, on s'attendra à ce que la genèse des uns et des autres dépende de conditions analogues. C'est ce que nous allons vérifier pour le cas des pycnides.

L'étude de la littérature démontre qu'en réalité la formation des pycnides est en rapport avec les facteurs les plus variés et souvent plus ou moins opposés. En voici la preuve :

Chez *Pestalozzia Palmarum*, les pycnides se développent en présence de concentrations moyennes de matières organiques (LEININGER). La peptone ne dépassant pas 3 p. 100, les nitrates, l'asparagine, combinés avec 2 p. 100 de glucose, semblent favoriser la production des pycnides du *Phoma Betæ* ; avec asparagine seule, elles se forment en dessous de la surface (W. FISCHER).

Chez *Phoma alterniacearum* (CHODAT), les conditions optimales sont réalisées en présence de tartrate et de nitrate d'ammonium ; l'asparagine, au contraire, favorise unilatéralement la production des conidies ; l'amidon gélosé réduit les pycnides à des glomérules rudimentaires dépourvus de spores et d'ostioles.

Chez les *Fumaginées*, l'addition de 10 p. 100 de saccharose

à une solution de 0,005 p. 100 de peptone favorise la production des conidies (SCHOSTAKOWITSCH).

Cependant, suivant certains auteurs, les pycnides se contentent de quantités minimales de matières nutritives. Ce fait ressort en particulier d'un travail de NIESCHULZ sur *Septoria Apii*, *Septoria Lycopersici*, *Septoria Populi*, *Phoma* sp., *Diplodina Lycopersici*. Cet auteur a pu diluer à 0,05 p. 100 sa solution nutritive, sans que les pycnides aient disparu. D'autre part, il a trouvé qu'elles supportent une concentration saline plus élevée que les conidies.

NIESCHUTZ a étudié ensuite l'influence, sur la production des pycnides, des différentes substances constituant le milieu nutritif. Voici ses résultats : une teneur de 0,025 p. 100 de sucre supprime les pycnides chez les *Septoria* ; au contraire, chez le *Phoma* sp., leur nombre augmente proportionnellement à la concentration du sucre. Cette différence entre le *Phoma* et les autres espèces serait attribuable à sa nature plutôt saprophytique.

Parmi les matières défavorables à la production des pycnides, il cite le NaH_2PO_4 , qui entrave leur maturation à des concentrations d'environ 0,01 p. 100. Au contraire, K_2SO_4 , KH_2PO_4 et les sels azotés leur sont plutôt favorables.

L'observation capitale de NIESCHULZ, suivant laquelle les pycnides se forment à des concentrations très basses, est confirmée par d'autres chercheurs ; je signale COONS. Le *Plenodomus fuscomaculans* dépasse, à cet égard, tout ce qu'on connaît, vu qu'il fructifie déjà sur eau distillée.

L'adaptation de ce Champignon à une nourriture extrêmement diluée ressort aussi des faits suivants : ses pycnides disparaissent entièrement, et le mycélium aérien prend le dessus, si la concentration des matières organiques azotées s'élève quelque peu et même si le sucre dépasse $\frac{\text{mol}}{50}$ ou $\frac{\text{mol}}{100}$.

COONS a également étudié l'influence de la qualité des aliments sur la fructification du *Plenodomus* ; il aboutit aux résultats suivants : les pycnides ne sont stimulées spéci-

liquement par aucune substance, ni azotée, ni hydrocarbonée. Et plus encore : les différentes matières constituant le milieu sont liées corrélativement les unes aux autres quant à leur action morphogénique. Ainsi, suivant leur combinaison, l'influence des matières azotées et non azotées peut être diamétralement opposée.

Ces résultats, très importants, de COONS sont fondamentalement différents des conceptions de KLEBS. *Il n'y a pas de substance spécifique pour la formation des pycnides. Chaque espèce exige pour leur production un milieu qui lui soit ajusté individuellement.*

Mais que penser alors de l'influence si nette, selon KLEBS, du changement de nutrition sur la production des carpophores ? Ce facteur aurait-il une importance plus générale ?

LEONIAN, qui a repris le problème sur de nombreuses *Sphéropsidées*, est moins affirmatif à cet égard que COONS. Pour trancher la question, il a cultivé ses Champignons sur des flotteurs de papier-filtre, à la surface de solutions de composition variée ; de cette façon, il a pu les transférer à volonté d'un milieu à l'autre.

Grâce à cette méthode, il a trouvé, pour certaines espèces, qu'une concentration croissante favorise la production aussi bien du mycélium que des pycnides et que la dilution arrête le développement des uns et des autres. Dans d'autres cas, au contraire, elle est inopérante ; de même l'inanition complète peut avoir une action favorable sur certaines espèces ou être indifférente pour d'autres.

En résumé, *ni la composition du milieu ni le changement de régime n'exercent une action spécifique sur la formation des pycnides.* Chaque espèce a ses besoins particuliers en matières nutritives ; ces besoins déterminent ses réactions lorsqu'on la transfère d'une solution concentrée en une solution diluée.

LEONIAN insiste ensuite sur l'importance d'un facteur duquel on n'avait pas tenu compte jusqu'à présent : *la concentration des matières de réserve à l'intérieur du mycélium.* L'épuisement de ces réserves par la croissance du Champignon peut avoir le même effet qu'un transfert du mycélium en milieu pauvre, c'est-à-dire qu'il peut aboutir à la production des

pycnides. Or, deux cas peuvent se présenter : le développement du mycélium aérien est lent ou il est rapide ; la teneur en matières de réserve est importante ou insignifiante ; l'effet sera fondamentalement différent, selon que les unes ou les autres de ces éventualités sont combinées.

Il faut ensuite prendre en considération le fait que les pycnides peuvent s'influer réciproquement. Trop rapprochées les unes des autres, en raison d'un semis trop dense, elles se privent de nourriture et donnent exclusivement leurs parties essentielles. Lorsqu'au contraire la nourriture est surabondante, les enveloppes prennent un développement exagéré, et les pycnides se transforment en stromes.

Je signale, en passant, que des observations analogues, relatives à l'influence du milieu sur la structure des pycnides ont été faites par SCHAFFNIT et BÖNING pour *Colletotrichum Lindemuthianum*. Ces auteurs ont constaté qu'on peut transformer les pycnides en sporodochies et les sporodochies en pseudopycnides, en diminuant successivement la valeur nutritive du milieu.

Il y aurait encore à considérer, après cela, l'action des facteurs physiques sur la production des pycnides. Comme tels sont mentionnés : la dessiccation du milieu qui est utile pour la production des pycnides, mais non indispensable (*Plenodomus fuscomaculans* COONS).

Quant à la lumière, son influence peut être diamétralement opposée, suivant la nature des espèces. Elle entrave la formation des pycnides chez *Diaporthe Sojæ* (LEHMANN), même si elle est intermittente.

L'action retardatrice de la lumière sur la formation des pycnides ressort également du travail de NIESCHULZ sur le *Septoria Populi* et le *Septoria Lycopersici*.

Pour ce qui est ensuite de la maturation des pycnides, elle dépend d'une lumière de faible intensité. Ceci est le cas du *Septoria Apii*, qui ébauche cependant ses pycnides à l'obscurité complète. Plus exigeant est le *Diplodina* sp., qui dépend de la lumière solaire directe pour la maturation de ses pycnides. Chez le *Phoma*, l'action retardatrice de la lumière sur les pycnides se manifeste par leur disposition concentrique

correspondant à l'alternance régulière du jour et de la nuit.

D'après ce qui précède, l'influence de la lumière sur les pycnides peut se résumer ainsi : dans la grande majorité des cas, la lumière est indifférente pour le développement des pycnides ; lorsqu'elle intervient, elle peut diminuer leur nombre sans jamais les supprimer complètement ; les radiations lumineuses isolées agissent comme une lumière de faible intensité (LEONIAN).

Un cas tout à fait exceptionnel est fourni par le *Plenodomus fuscomaculans*. Ici, la lumière est *indispensable* pour le développement des pycnides ; deux heures de lumière solaire directe suffisent déjà pour en déclencher leur formation. D'autre part, on peut remplacer l'action de la lumière par celle de la température ; autrement dit, des pycnides se constituent à l'obscurité à condition de les maintenir à des températures suffisamment élevées ; elles se développent à des températures basses, lorsqu'on expose les cultures à la lumière.

Finalement, même à une lumière intense, la fructification du *Plenodomus fuscomaculans* est étouffée par le développement exubérant du mycélium, lorsqu'on suralimente les cultures (LEONIAN).

L'influence stimulante de la lumière sur les pycnides du *Plenodomus fuscomaculans* est attribuée par COONS à son action oxydante. Le fait qu'on peut obtenir la fructification à l'obscurité par l'addition de 1,25 à 1,5 p. 100 d'eau oxygénée fournit un appui à son hypothèse. La lumière, selon COONS, agirait directement sur la respiration, en stimulant les enzymes respiratoires. Or, dans un milieu riche, la quantité disponible d'oxygène suffit pour la respiration du mycélium ; elle fait défaut lorsqu'on transfère le Champignon en milieu pauvre. Dans ce cas, la lumière activant les diastases peut remplacer l'oxygène et fournir ainsi l'énergie supplémentaire, nécessaire au développement des pycnides.

L'hypothèse de COONS, très intéressante pour le cas du *Plenodomus*, ne s'applique pas aux espèces, bien plus nombreuses, où la lumière entrave la fructification ; autrement dit, l'action de la lumière sur la production des pycnides est spécifiquement différente.

En ce qui concerne le mode d'action de la lumière, ELF-VING a émis l'hypothèse qu'elle agirait sur le travail synthétique ; toutefois son influence serait indirecte, vu qu'il n'y a pas de proportion entre l'entrave par la lumière et la valeur nutritive du milieu.

Parmi les autres facteurs physiques, je signale l'*oxygène* qui, en général, stimule le développement des pycnides ; puis l'*humidité atmosphérique*, qui se manifeste directement sur la transpiration ; celle-ci influe sur la production des pycnides chez les espèces qui donnent des pycnides exclusivement sur leur mycélium aérien, mais elle est inopérante chez d'autres qui les forment aussi à l'état submergé.

Voilà les différents aspects sous lesquels s'est présenté à moi le problème de l'action du milieu sur la formation des pycnides.

J'en viens finalement à mes propres résultats relatifs au déterminisme des sclérotés et des pycnides. Le fait qu'en milieu artificiel il y a des transitions des uns aux autres démontre leur parenté étroite ; il légitime, en même temps, leur étude commune.

J'ai observé, tout d'abord, que les milieux favorisant leur production, dans certains genres, ne la stimulent pas nécessairement dans les autres. Il existe, à cet égard, des différences fondamentales, même entre les espèces appartenant à un seul genre. Ce fait démontre nettement que les *dispositions spécifiques* sont tout aussi importantes pour la formation des pycnides que pour la production des conidies.

Impossibilité absolue de déclencher leur développement en culture, chez certaines espèces appartenant soit au genre *Ramularia* (*R. Leonuri*, *Heraclei*, *Sambucina ebuli*, *Geranii pusilli*, *Parietariæ*), soit au genre *Ovularia* (*O. haplospora*, *Bistortæ*), soit au genre *Cercospora* (*C. Ceratonixæ*), soit enfin au genre *Septoria* (*Septoria silvicola*). Les colonies présentent partout un aspect uniforme, malgré toutes les variations apportées aux milieux de culture.

Or, l'incapacité de fructifier en culture peut être en rapport avec la disposition normale du Champignon, telle qu'elle se manifeste aussi dans la nature. Je cite comme exemple

Ramularia Geranii pusilli et *Ramularia Parietarix*. Ici l'avortement des pycnides s'explique par le fait que le Champignon peut se multiplier par les conidies pendant tout l'hiver. Dans d'autres cas (*Ovularia haplospora*), les pycnides peuvent être remplacées par des périthèces.

Mais cette explication ne s'applique pas aux espèces dont les réactions en culture sont fondamentalement différentes de celles se produisant dans la nature : elles fructifient abondamment sur leur hôte, mais ne donnent pas de pycnides en milieu artificiel. S'agit-il d'un caractère inhérent ou de l'action inhibitrice de la culture ? Il serait difficile de répondre à cette question.

Tout autrement se comportent les espèces qui réagissent avec force et spontanéité au milieu artificiel et qui donnent des sclérotés ou des pycnides dans la plupart des cultures. Je cite le *Ramularia Lampsanæ*, le *Ramularia Prenanthis* et le *Ramularia Adoxæ*. Toutes ces espèces présentent en même temps la particularité de parasiter des Phanérogames à feuilles minces, habitant des stations ombragées et humides. On peut admettre qu'elles s'adaptent à la fragilité de leur substratum par la production rapide des organes de conservation.

Si l'*Ovularia alpina* réagit de la même façon, quoique parasitant des feuilles coriaces, on pourrait y voir des rapports avec la rigueur du climat alpin. Cette interprétation est une hypothèse de travail, et c'est là, pour le moment, sa seule justification.

Des différences se présentent chez une troisième catégorie de parasites, confinés aux feuilles sclérophylles ; il s'agit du *Cercospora Ceratonix*, du *Cercospora Smilacina* et du *Septoria Unedonis*. Leur mycélium se condense, au voisinage de l'épiderme, en un sclérote massif qui rompt, à la manière d'un coin, les parois résistantes de leurs hôtes. Or, ce sclérote abrite, chez le *Cercospora*, à sa face supérieure, les conidiophores ; à sa face inférieure, les pycnides ; chez le *Septoria*, exclusivement les pycnides. J'attribue la condensation du mycélium en sclérotés et le rapprochement des carpophores qui en résulte à la consistance coriace des feuilles sclérophylles qui entrave

L'expansion rapide du mycélium. Effectivement, en milieu gélosé, mou et homogène, la sclérification des pycnides est considérablement diminuée, et ces organes ne se distinguent pas essentiellement de ceux appartenant aux parasites des feuilles minces.

De tout ce qui précède, il résulte qu'en milieu artificiel les parasites peuvent maintenir certains caractères, mais qu'ils en modifient d'autres, dans la même mesure.

Ceci posé, considérons l'action des différents éléments constituant le milieu de culture sur la formation et la structure des pycnides.

Dans la grande majorité des cas, la matière azotée joue un rôle très important en ce qui concerne leur morphogénèse. Quant aux *hydrates de carbone*, leur nature et leur concentration déterminent uniquement les dimensions des pycnides, sans modifier ni leur structure ni leur aspect. Seul le *Phleospora Bupleuri* fait exception à cette règle ; ses pycnides naissent en surface, lorsque la gélose renferme 1 p. 100 de glucose ; elles se forment plutôt en profondeur, lorsque la concentration du sucre est réduite au dixième.

Quant au rôle de la matière azotée, j'ai pu constater des différences entre les réactions des genres à fructification exosporée et endosporée d'une part, et les genres à fructification exclusivement endosporée de l'autre. Ces derniers réagissent généralement avec force et spontanéité à l'influence du milieu et donnent des pycnides sur des géloses où elles manquent aux espèces pourvues de conidies. Cette règle souffre cependant des exceptions ; ainsi le *Phyllosticta* endosporé se rapproche, par ses réactions, plutôt des formes à fructification exosporée. D'autre part, les *Septoria silvicola*, *Heraclei* et *Podagrariæ* s'adaptent imparfaitement ou pas du tout aux milieux artificiels.

Chez les autres *Septoria*, comme dit, les pycnides cultivées se distinguent uniquement par leurs dimensions de celles développées dans la nature. Ainsi, le *Septoria Galeopsidis* donne des pycnides normales même sur les milieux ammoniacaux [renfermant du $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$], qui sont souvent défavorables à la fructification des genres exosporés.

Au contraire, quand on cultive cette espèce en présence d'azote organique, l'enveloppe des pycnides s'hypertrophie aux frais du tissu sporigène.

Des observations analogues ont été faites sur le *Phleospora Bupleuri* ; ici, la concentration du $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$ décide s'il y a production de pycnides à macrospores ou à microspores.

Quant au KNO_3 , il y est franchement défavorable au développement normal des pycnides. Chez le *Septoria Galeopsidis* et le *Phyllosticta Antirrhini*, le *Septoria Unedonis* et le *Septoria Flammulæ*, au contraire, il constitue un excellent aliment.

Passons aux réactions des genres à fructification exosporee, tels que *Ramularia*, *Ovularia* et *Cercospora*. Dans la plupart des cas, les pycnides n'atteignent pas leur maturité complète sur géloses synthétiques ; leur développement s'arrête généralement avec la formation, à leur intérieur, des cellules-mères des pycnospores (1). Très souvent, les pycnides sont dépourvues de toute différenciation et se transforment alors en sclérotés. Ceux-ci maintiennent d'habitude leur forme globuleuse ; parfois ils dégénèrent en glomérules rudimentaires ou se réduisent en agglomérations irrégulières de cellules brunes.

Toutes ces modifications dépendent de la valeur nutritive des milieux considérés ; toutefois, on ne peut dire que tel milieu détermine rigoureusement telle structure. Beaucoup d'espèces produisent ainsi des pycnides à tissu sporigène exclusivement en présence d'azote organique (en particulier avec peptone à 0,1 p. 100, additionnée de glucose à 1 p. 100). D'autres, au contraire, se contentent d'azote minéral, et leur tissu sporigène apparaît là où les premières restent complètement stériles ; en présence de peptone, leurs pycnides deviennent stromatiques.

L'influence de l'asparagine se manifeste dans beaucoup de cas par l'apparition de microspores (*Ramularia Ajugæ*, *Ramularia Ranunculi flabellati*, *Ramularia Ranunculi auricomis*, *Ramularia acris*, *Septoria Galeopsidis*). Ceci correspondrait au fait que l'asparagine déprime généralement le déve-

(1) Seul le *Ramularia Prenanthis* fait exception à cette règle.

loppement des pycnides. Cette hypothèse, suivant laquelle les microspores sont des spores rudimentaires, est confirmée par l'observation faite sur le *Septoria (Phyllachora) Ægopodii*. Ici les pycnides à spores bactérioides se forment principalement en hiver, au moment où les conditions extérieures sont particulièrement défavorables. D'autres chercheurs sont arrivés à des conclusions analogues quant à l'interprétation des microspores ; seul DODGE la rejette.

Il serait cependant faux d'attribuer à l'asparagine le rôle de déclencher une sporulation anormale. J'ai observé des microspores en présence de KNO_3 chez *Ramularia Sambucina ebuli* ; en présence de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, chez *Phleospora Bupleuri* ; de peptone, chez *Ramularia Geranii Phæi*. Le *Graphium pallescens* en produit même sur agar de malt glucosé. Dans d'autres cas, l'apparition des microspores dépend des conditions physiques ; je cite l'exemple du *Botrytis cinerea*, où les pycnides donnent des spores bactérioides à 27°, mais restent stériles à 18° (KISSLING).

J'ai pu constater, dans ce même ordre d'idées, un certain antagonisme entre les conditions favorables à l'apparition des sclérotés et des pycnides, d'une part, et celles qui déclenchent la production des conidies, de l'autre. Ainsi, le *Cercospora Malvarum* constitue des conidies en présence de KNO_3 , jamais des pycnides ; dans d'autres géloses renfermant de la peptone, il produit exclusivement des pycnides. La plupart des espèces sporulent en cultures sur lames sans y développer des pycnides.

De tout ce qui précède, je tire les conclusions suivantes : il est complètement impossible d'établir une règle générale relative au déterminisme des pycnides. Leur formation en culture peut dépendre de conditions, très différentes, suivant les espèces : les unes sont insensibles à toute modification du milieu artificiel ; les autres réagissent à un changement, même léger, des matières nutritives, en transformant les pycnides normales en pycnides à microspores ou en sclérotés stériles.

Ce résultat n'est pas sans intérêt pour la classification des Champignons. J'en conclus que la présence soit de sclérotés,

soit de pycnides à microspores, soit de pycnides stromatiques, ne peut avoir la valeur taxonomique que lui ont attribuée certains auteurs.

Prenons, par exemple, le cas des pycnides à microspores. Vu l'impossibilité de les identifier par l'observation directe, on les a fréquemment attribuées à de nouvelles espèces appartenant au genre *Phyllosticta* ; en réalité, beaucoup de ces soi-disant *Phyllosticta* rentrent dans le cycle évolutif soit des *Ramularia*, soit des *Ovularia*, soit des *Cercospora*.

Rares sont les cas, signalés dans la littérature, où l'on a découvert leurs connexions génétiques ; je cite le *Marsonia Juglandis*, dont les pycnides peuvent renfermer des macrospores et aussi des microspores ; puis le *Phleospora Ulmi* et le *Mycosphærella Hippocastani*, qui donnent des micropycnides également en culture ; enfin le *Sphærulina Rehmiana*, le *Guignardia Niesslii*, *Pseudopeziza Ribis* étudiés par KLEBAHN ; ensuite *Cylindrosporium Orobi*, *Mycosphærella Jacevskyi* et *Mycosphærella Lathyri*, selon POTEBNIA, et finalement le *Polythrincium Trifolii*, que j'ai étudié récemment.

A cette liste, il faut ajouter le *Ramularia Sambucina* et l'*Ovularia sphæroidea*, dont j'ai pu identifier les pycnides à microspores par l'observation directe ; enfin, toutes les autres espèces où la succession des pycnides aux conidies a été prouvée par mes cultures.

Si mes recherches ont éclairé d'un nouveau jour le déterminisme des pycnides, plus ou moins modifiées, elles ont également fourni des renseignements sur le *développement des pycnides normales*. Les mises au point toutes récentes de KEMPTON, DODGE et ARCHER, me dispensent d'insister sur l'état actuel de la question.

Le développement des pycnides est symphyogène dans la plupart des espèces considérées, méristogène chez le *Phleospora Bupleuri*.

Ayant étudié ensuite l'évolution du tissu sporigène chez les *Ramularia*, *Ovularia* et *Cercospora*, j'ai pu révéler les faits suivants : sa différenciation débute au centre de l'ébauche par une accumulation très frappante du protoplasme et des noyaux à l'intérieur des cellules sporigènes. Lorsque les

cellules sporigènes sont régulièrement disposées, elles peuvent, dans leur ensemble, prendre le caractère d'un ascogone (1). Cette ressemblance s'efface dans la suite par leur fractionnement rapide et par la production d'une cavité schizogène.

Développement centrifugal et séparation schizogène des cellules-mères des spores semblent également réalisés dans d'autres espèces ; je cite les observations de VINCENS sur le développement des pycnides du *Coniothyrium concentricum* en milieu artificiel.

En ce qui concerne le développement du tissu sporigène chez les autres genres, étudiés dans ce mémoire (*Septoria* et *Phleospora*), il n'offre aucune particularité saillante ; les spores en maturation s'allongent plus que dans les cas précités ; mais elles peuvent aussi s'arrêter à un état précoce, lorsque leur développement est entravé par les rigueurs de la mauvaise saison ou bien par une influence défavorable émanant du milieu de culture. Pareille structure rudimentaire des spores se retrouve d'ailleurs chez les pycnides symphyogènes.

Si mes recherches ont démontré, d'une part, quelles sont les conditions physiologiques qui déterminent l'apparition et la différenciation des pycnides et des sclérotés, elles ont fourni, en même temps, des renseignements sur leur rôle biologique.

L'abondance de ces organes chez la plupart des *Ramularia*, *Ovularia* et *Cercospora* démontre leur importance pour l'hibernation. Au contraire, la rareté, voire l'absence des périthèces classe ceux-ci plutôt parmi les organes rudimentaires ; d'ailleurs, leur évolution est bien plus complexe et plus lente que chez les pycnides.

Il n'est pas exclu que mes conclusions relatives au rôle biologique des pycnides et des périthèces ne s'étendent à d'autres genres. A cet égard, l'observation de REDDICK, suivant laquelle les infections chez le *Guignardia Bidwellii* sont bien plus fréquentes à partir des pycnosporos qu'à partir des ascosporos, me paraît très suggestive et mériterait d'être contrôlée pour d'autres cas.

(1) L'ébauche d'un périthèce, signalée par LIKHITÉ chez le *Ramularia Urticæ*, peut, par conséquent, tout aussi bien être une ébauche très jeune de pycnide.

d. --- PÉRITHÈCES.

Pour étudier la littérature relative à la physiologie des périthèces, on peut prendre comme point de départ les recherches de KLEBS sur *Eurotium* et *Aspergillus*. Les deux espèces produisent leurs périthèces sur tous les milieux qui assurent une bonne croissance du mycélium. Ils prédominent ainsi sur pain humide et sur toutes les solutions nutritives renfermant de la glucose à 10 p. 100 ; au contraire, à partir de 15 p. 100 de glucose prévalent les conidies ; d'autre part, des températures relativement basses (16°) favorisent unilatéralement la formation des conidies ; au contraire, des températures plus élevées (28°) prédisposent au développement des périthèces. Lorsqu'on enrichit le milieu de culture en glucose, la forme parfaite apparaît aussi à des températures basses.

La formation des périthèces d'*Aspergillus* dépend de conditions analogues. Parmi les facteurs qui exercent une action spécifique sur leur développement, je signale la température, l'humidité atmosphérique et la teneur en glucose et en KNO_3 du milieu. Je n'insiste plus sur les détails.

En résumé, la production des périthèces chez *Eurotium* et *Aspergillus* dépend de conditions bien déterminées. Pour l'*Aspergillus* interviennent, en outre, certaines conditions internes ; car ses périthèces naissent exclusivement en automne, après le développement de nombreuses générations conidiennes.

Les expériences de KLEBS ont été reprises sur d'autres espèces ; les résultats de ces recherches ont démontré que la production des périthèces est moins facile à obtenir qu'on ne l'avait admis ; elle dépend de conditions extrêmement complexes et difficiles à analyser, parce que spécifiquement différentes.

Considérons d'abord l'influence de la nutrition. Pour obtenir les périthèces chez *Ascobolus citrinus*, SCHWEITZER s'est servi d'un milieu renfermant de l'asparagine et de l'albumine, additionnés de farine gélosée. ZIKES a observé des périthèces d'*Aspergillus* sur milieux synthétiques renfermant égale-

ment de l'asparagine à 1 p. 100 et de la saccharose à 7,5 p. 100. WEBER a préféré l'agar de Pommes de terre ou de farine d'Avoine pour ses cultures du *Septoria Avenæ*. L'emploi de saccharose à 1,5 p. 100, additionnée d'asparagine à 0,5 p. 100, a permis à HEMMI TAKEWO d'obtenir des périthèces chez plusieurs *Gloeosporium*. L'extrait d'Avoine et de malt gélosés ont fourni des périthèces chez des *Macrosporium* (BOLLE). Enfin, BESZONOFF a obtenu la production des périthèces chez l'*Aspergillus niger*, en le cultivant sur une solution glucosée très concentrée (65 p. 100).

De ces faits, il résulte que les périthèces peuvent se constituer sur des milieux de composition et de concentration extrêmement variées, mais fréquemment en présence d'asparagine.

Mes observations personnelles sur le genre *Hypomyces* ont montré que, parmi les substances nutritives, la matière azotée joue un rôle prépondérant. Son utilisation par le Champignon confère au milieu une composition favorable au développement des périthèces.

D'une manière très générale, la valeur nutritive d'une pareille substance azotée est en rapport non seulement avec sa nature chimique, mais aussi avec son degré de dissociation, avec sa réaction et, indirectement, avec la nature de l'hydrate de carbone ; interviennent ensuite, dans son utilisation, le p_H du milieu, la température, l'humidité, l'éclairage, l'aération, puis enfin tous les facteurs internes de l'espèce considérée.

J'estime, d'autre part, que la matière azotée intervient plutôt par ses produits de dégradation. Or, cette dégradation dépend, à son tour, d'une foule de conditions extrêmement complexes, dont l'enchaînement est difficile à élucider.

Le problème se pose de savoir quelle conséquence il faut tirer de ces données générales pour le cas particulier de l'*Hypomyces rosellus*.

Pour résoudre cette question, je rappelle le fait important que les périthèces se forment régulièrement après l'alcalinisation, jamais après l'acidification. Or, la réaction acide qui se manifeste par la pigmentation jaune de la gélose apparaît toujours en présence d'une quantité élevée de glu-

cose. Elle résulte, selon toute évidence, de la transformation de la glucose en acides organiques. Cette acidité du milieu est augmentée, lorsque la glucose est combinée avec des sels d'ammonium qui dégagent également un radical acide.

Tout autrement, lorsque la concentration de la glucose est moyenne et que le milieu renferme du KNO_3 . Ce sel se dégage du KOH et neutralise, par conséquent, les acides résultant de la dégradation de la glucose ; la réaction peut même devenir faiblement alcaline.

Même effet en présence d'*asparagine*, qui stimule également la production de périthèces. Son action particulièrement favorable, également observée par d'autres chercheurs (Voir p. 265), pourrait s'expliquer par les considérations suivantes : l'alcalinisation qui résulte de sa dégradation est moins intense que celle provenant d'autres substances azotées (telles que la peptone). D'autre part, l'asparagine fournit en même temps le carbone et l'azote nécessaires à la nutrition, sans stimuler la croissance végétative autant que la glucose. On sait effectivement, par une observation de CZAPECK sur *Aspergillus*, que l'asparagine produit une récolte trente fois inférieure à celle que donne une quantité quatre fois moindre de glucose.

Si toutes ces considérations nous expliquent les qualités spéciales de l'asparagine, les recherches de WAKSMAN fournissent certaines précisions à ce sujet. Cet auteur a trouvé que la transformation de l'asparagine en ammoniacque est plus abondante, lorsque les Champignons qui la dégradent présentent un maximum de croissance. Il y aurait donc une certaine proportionnalité entre l'alcalinisation et la vitesse de croissance. Intervient ensuite la concentration de la glucose, qui entrave une accumulation préjudiciable d'ammoniacque.

Les résultats de WAKSMAN ont été confirmés et complétés en même temps par les observations de BUTKEWITSCH. Cet auteur insiste sur l'antagonisme entre la formation d'ammoniacque et celle d'acide oxalique résultant l'un et l'autre de la transformation de l'asparagine. Tant que les cultures sont jeunes, c'est l'acide qui domine ; au contraire, dans les cultures plus anciennes, la production d'ammoniacque prévaut.

A un moment donné, ces deux substances existent exactement dans les proportions qui sont réalisées dans l'oxalate d'ammonium.

Ces intéressantes découvertes du biochimiste doivent aussi s'appliquer au cas de l'*Hypomyces* ; des études analogues que je me proposais de faire sur cette espèce ont été empêchées par le fait que le Champignon prend des allures anormales, lorsqu'on le cultive en solutions nutritives. Ces milieux s'éloignent de trop des conditions normales nécessaires à la formation des périthèces. Pour réaliser ces conditions, il faudrait reproduire l'enchaînement très complexe entre la composition chimique du milieu d'une part et la vitesse de croissance et le métabolisme du Champignon, de l'autre. On peut admettre que les périthèces se produisent, lorsque tous ces facteurs sont proportionnés entre eux ; au contraire, lorsque l'un ou l'autre subit la moindre modification, leur formation est entravée.

Le fait, d'autre part, que la *maturation* des périthèces est *plus complexe* et *plus lente* que celle des pycnides pourrait aussi s'interpréter par leur fonctionnement plus tardif, au printemps.

La *succession régulière* des périthèces aux pycnides pourrait enfin être en rapport avec la présence de *substances* stimulant la formation des uns et déprimant le développement des autres.

Mes essais de culture ont démontré que tel pourrait être effectivement le rôle de l'asparagine, du moins dans certains cas.

Nous avons vu ensuite qu'il y a, chez *Hypomyces rosellus*, un parallélisme étroit entre la production de la forme ascosporée et l'apparition d'un pigment rouge. Ceci m'a amené à comparer mes observations avec les données, éparpillées dans la littérature, sur la pigmentation des Champignons, en général.

J'ai pu trouver des renseignements intéressants à ce sujet dans les travaux de BRENNER sur *Penicillium purpurogenum* ; de DOBELT sur *Penicillum* sp. ; d'APPEL et WOLLENWEBER, de BESSEY et SIDERIS sur les *Fusarium* ; de LABORDE sur *Eurotiosis Gayoni* ; de MEDISCH sur *Hypocrea rufa* ; de NAUMANN sur *Epicoccum purpureum* ; de STEVENS

et HAWKINS sur *Endothia*; de COUPIN et FRIEDEL sur *Sterigmatocystis versicolor*.

Ces auteurs sont unanimes à constater que la pigmentation dépend essentiellement de la nutrition des Champignons. Les milieux à décoctions sont moins favorables à l'étude, parce que très souvent leurs nuances se superposent aux pigments, produits par les Champignons. Dans certains cas cependant, les réactions sont très nettes sur substances végétales. Ainsi, les *Fusarium*, étudiés par APPEL et WOLLENWEBER, produisent un pigment jaune en culture sur riz; une coloration rouge, lorsqu'on les inocule sur Pommes de terre.

Bien plus précis sont les renseignements qu'on possède sur la pigmentation des Champignons en milieux synthétiques.

C'est la composition quantitative et qualitative du milieu et surtout la nature de la source azotée, puis aussi sa teneur en sucre et en matières minérales qui déterminent la réaction des différentes espèces.

En ce qui concerne les substances *hydrocarbonées*, elles agissent très différemment suivant leur caractère chimique et suivant la nature des espèces considérées. Ainsi, chez *Penicillium purpurogenum*, la pigmentation est faible en présence d'amidon; elle est, au contraire, intense, lorsque le milieu renferme de la galactose et de la raffinose et surtout de la glucose et de la lévulose. BESSEY relate des observations analogues sur des *Fusarium*.

En ce qui concerne la concentration optimale du sucre pour la production du pigment, les auteurs indiquent généralement 1 à 5 p. 100. L'*Eurotiosis Gayoni* seul fait exception à cette règle. Ici, la pigmentation est particulièrement intense, lorsque l'aliment hydrocarboné fait complètement défaut.

Pour ce qui est de l'action des matières minérales, j'ai trouvé quelques indications isolées, suivant lesquelles la présence de Mg, S et P, influe favorablement la pigmentation (DOBELT, MEDISCH).

On est mieux renseigné sur la valeur des substances azotées. Les auteurs sont unanimes à constater qu'il existe un antagonisme entre les nitrates et l'asparagine d'une part,

et les sels d'ammonium, de l'autre. Ils insistent de même sur l'action particulièrement favorable de l'asparagine sur la pigmentation. La coloration rouge que confère cette substance aux cultures a été observée chez *Penicillium purpurogenum* et chez *Epicoccum purpureum*. Mais elle apparaît également en présence de matières albuminoïdes, telles que le glyocol, l'alanine, la tyrosine, la lysine et l'arginine. Puis elle se manifeste sur les milieux renfermant du KNO^3 .

Tout autrement, lorsqu'on remplace l'asparagine par un sel d'ammonium. Dans certains cas, le milieu de culture perd sa pigmentation (*Penicillium purpurogenum*, *Hypocrea rufa*); ou bien il prend une teinte jaune très prononcée (*Aspergillus ochraceus*).

Exactement, comme je l'ai constaté pour l'*Hypomyces rosellus*, ces virages sont en rapport étroit avec les réactions des milieux considérés. Ainsi, un milieu quelconque inoculé de *Penicillium purpurogenum* prend toujours la coloration rouge, lorsqu'on l'alcalinise.

L'addition d'une dose, même faible, soit de H^2SO^4 , soit de CaCO^3 , suffit pour faire virer les cultures d'*Endothia*, soit au rouge, soit au jaune.

Le *Sterigmatocystis versicolor* présente, à cet égard, une sensibilité particulièrement prononcée : il est jaune en milieu légèrement alcalin, orange en milieu neutre, et rouge sur milieux franchement alcalins. Il en est de même chez l'*Eurotiopsis Gayoni*. En neutralisant les acides, produits du métabolisme, par l'incorporation des nitrates au milieu de culture, la pigmentation devient d'autant plus intense que la réaction du milieu se rapproche de la neutralité (LABORDE).

De pareilles observations ont amené certains auteurs à considérer les pigments comme de véritables matières de défense, destinées à neutraliser les acides nuisibles du métabolisme (NADSON).

Les renseignements ci-dessus, tirés de la littérature, s'appliquent entièrement à l'*Hypomyces rosellus*. Ils montrent, en outre, qu'il y a un parallélisme étroit entre les conditions qui déterminent la production du pigment rouge et celles qui déclenchent la formation des périthèces.

Des divergences se présentent cependant en ce qui concerne l'influence des matières albuminoïdes sur la pigmentation. Elles l'entravent complètement dans certains cas, comme par exemple chez les *Fusarium* (selon APPEL et WOLLENWEBER, et plus tard BESSEY); dans d'autres cas, au contraire, la pigmentation est d'autant plus intense que le milieu est plus riche en matières albuminoïdes. C'est ce que LABORDE a constaté chez *Eurotiopsis Gayoni*. Il se l'explique par le fait que le pigment lui-même est de nature albuminoïde.

Voilà les indications que j'ai pu trouver relatives à l'influence du milieu de culture sur la pigmentation des Champignons.

Les conditions déterminant la production des pigments se rapprochent donc sensiblement de celles qui déclenchent la formation des périthèces.

Je reviens à présent au problème plus général d'où j'étais parti, à savoir l'influence de la nutrition sur la production de la forme ascosporee.

Les périthèces peuvent surgir dans les milieux les plus divers, comme je l'ai démontré au commencement du chapitre. C'est ce qui a amené certains auteurs à nier les rapports directs existant entre la fructification et la nutrition et à attribuer un rôle décisif au *changement* de nourriture. Je rappelle, dans cet ordre d'idées, les essais plus anciens de CLAUSSEN qui a obtenu, chez le *Pyronema confluens*, la formation de périthèces en faisant pousser le Champignon d'un milieu riche, renfermant de l'inuline, sur un milieu pauvre qui en était dépourvu.

Ces expériences ont été reprises et amplifiées tout récemment par ROBINSON. Cet auteur s'est servi, pour ses cultures, de l'agar de COONS, dont il a varié la concentration des différents sels constitutifs; par cette méthode, il a obtenu les résultats suivants: la production de la forme ascosporee chez *Pyronema* correspond à l'épuisement de la source azotée,

et elle atteint son optimum à une dilution de $\frac{\text{Mol}}{2\,000}$. Autrement dit, le développement des organes reproducteurs va de pair avec l'arrêt de la croissance végétative.

La preuve en est fournie par le fait qu'on peut atteindre le même but, en entravant, par d'autres moyens, la croissance végétative. Ainsi, les périthèces apparaissent lorsqu'on coupe les extrémités jeunes des hyphes, ou si on les fait pousser contre les parois des verres de culture. D'autre part, la production des périthèces dépend aussi de la quantité absolue des matières organiques et de la substance azotée, mais surtout de la proportion entre les unes et les autres ; cette proportion est de 4 : 1 pour la maltose et le nitrate d'ammonium.

Comme résultat principal du travail de ROBINSON je retiens le fait que la fructification du *Pyronema confluens* dépend d'un épuisement de la nourriture. En ce qui concerne l'influence d'un changement de nourriture, résultant du transfert du mycélium d'un milieu pauvre sur un milieu riche, cet auteur n'a pu confirmer les résultats de CLAUSSEN.

A cet égard, les recherches de LEONIAN marquent un pas sérieux en avant. Cet auteur s'est servi des cultures de *Valsa* pour les transférer de solutions nutritives riches en solutions pauvres (diluées en proportions variables). Il a vu apparaître en premier lieu les pycnides, et ensuite les périthèces, lorsque la concentration du deuxième milieu était 1,37 du premier ; ces organes étaient particulièrement nombreux lorsque le degré de dilution du second milieu n'était que de 24 p. 100 du premier.

LEONIAN a trouvé ensuite que la production des périthèces ne dépend pas uniquement du changement de nourriture ; la présence d'un *stimulant spécifique* lui paraît tout aussi importante. Dans ses milieux (renfermant de la maltose, de la peptone et du malt), l'absence du malt entraîne infailliblement la stérilité du mycélium ; il est impossible de le remplacer par des produits chimiquement purs, tels que la saccharose et le NH_4NO_3 .

En résumé, les observations de LEONIAN, faites sur le *Valsa*, confirmeraient entièrement les résultats obtenus par KLEBS.

D'autre part, l'importance des *facteurs physiques*, également signalée par cet auteur, a été corroborée par des recherches ultérieures.

KLEBS avait trouvé pour l'*Eurotium repens* qu'une température moyenne de 15° favorise unilatéralement le développement des conidies. Au contraire, à 27°-28° apparaissent exclusivement des périthèces, et le mycélium et les conidies disparaissent ; d'autre part, l'élévation de la température n'est pas spécifique pour la fructification ascosporee ; car, à condition de cultiver le Champignon sur milieu riche, — par exemple en présence de glucose à 40 p. 100, — on peut observer des périthèces à des températures moyennes.

Pour ce qui concerne l'action de la lumière, on sait qu'elle est indispensable pour la production des périthèces de l'*Ascophanus carneus* et du *Sordaria*, qui ne s'ébauchent même plus à l'obscurité.

Interviennent ensuite la *dessiccation du milieu* (*Valsa leucotoma*) et la *diminution de la pression atmosphérique*.

Des faits signalés ci-dessus, il résulterait que les conditions favorables à la production des périthèces ne sont pas essentiellement différentes de celles qui déclenchent la formation des pycnides. Les uns et les autres dépendent, en résumé, de l'augmentation et de la diminution des conditions générales de la vie (température, lumière, humidité, pression de l'oxygène, qualité et quantité des matières organiques et minérales). Il ne s'agit donc pas d'excitations spécifiques, inexistantes pendant la période végétative, mais uniquement d'un *changement quantitatif* des excitations normales. Voilà, du moins, comment on pourrait résumer, avec JOST, l'opinion, devenue classique, de la plupart des auteurs.

Mais il ne faut pas se dissimuler que l'accord est loin de régner sur ce point. Certains chercheurs, et non les moins compétents, estiment, au contraire, que la formation des périthèces est un phénomène bien plus complexe et que les facteurs qui la déterminent demeurent inconnus dans la plupart des cas.

A l'appui de cette hypothèse, je cite le fait que certaines espèces donnent des périthèces exclusivement sur milieux inoculés de *Bactéries*, tandis qu'elles restent stériles en cultures pures. Tel est le cas d'un *Aspergillus* cultivé par SARTORY et de l'*Ascobolus furfureus* cultivé par MOLLIARD. On n'a

pu fournir aucune interprétation convaincante de ce phénomène.

L'une des plus récentes contributions à ce sujet, démontrant l'enchaînement très complexe des facteurs, est due à SARTORY. Cet auteur a abouti à la production des périthèces d'*Aspergillus fumigatus* en irradiant ses cultures par des rayons X. Ces essais ont réussi exclusivement, lorsque les cultures étaient jeunes et lorsque le milieu n'était ni trop riche, ni trop pauvre ; l'auteur attribue l'action stimulante du radium, d'une part, à la dissociation du milieu par cette substance ; de l'autre, à la modification de son p_H , qui en est la conséquence ; cette modification agit sur la perméabilité de la membrane cellulaire, en la diminuant, et aboutit ainsi à la sécrétion plus abondante des diastases. Cette sécrétion entraîne ensuite, comme conséquence immédiate, la production des périthèces. Effectivement, il y a accumulation de périthèces à la zone limite acide de croissance, là où il s'est produit un trouble de la perméabilité cellulaire.

Les résultats de SARTORY présentent un intérêt tout particulier, et il est regrettable que nos connaissances, en cette matière, en restent là, pour les autres espèces. On ignore, en effet, pour l'immense majorité des *Ascomycètes* et des *Deutéromycètes*, et en particulier pour les espèces parasitaires, *quel est l'enchaînement des conditions qui déclenchent la production des périthèces en milieu artificiel*.

Les faits suivants en fournissent la preuve.

On a voulu établir un parallèle entre l'incapacité de fructifier en culture et certains caractères biologiques, tels que, par exemple, le parasitisme. Il n'en est rien en réalité, car il existe même des parasites obligatoires qui parcourent tout leur cycle évolutif en milieu artificiel.

Cette indépendance complète des caractères cultureux d'une part, et des caractères adaptionnels de l'autre, ressort du fait suivant : il existe certaines espèces saprophytiques de *Nectria*, qui donnent des périthèces exclusivement sur matières végétales solides, jamais sur géloses ; d'autres, quoique saprophytiques, ne fructifient jamais en milieu artificiel (*Nectria moschata*) ; une troisième catégorie, finalement,

étroitement spécialisée comme parasites, produit volontiers des périthèces en culture pure (*Nectria galligena*).

D'autres Champignons, enfin, très spécialisés comme parasites foliaires, tels que le *Polystigma rubrum* (MEYER) et certains *Venturia*, donnent sur géloses des colonies cotonneuses, comme n'importe quelle moisissure, sans cependant fructifier.

Le problème de savoir à quoi tient l'avortement des périthèces en milieux artificiels a passionné de tout temps les mycologues. SHEAR, qui l'a discuté avec une compétence toute particulière, croit pouvoir éliminer tout d'abord les facteurs suivants : 1^o âge de la culture et époque où le Champignon a été collectionné ; 2^o périodicité, en rapport avec des changements saisonniers ; 3^o affaiblissement de leur vigueur par un long développement végétatif ; 4^o nutrition ou autres conditions du milieu.

WEHMEYER, qui s'est posé tout récemment la même question, est arrivé à des conclusions analogues : l'absence des périthèces n'est pas en rapport avec le manque de certains aliments dans les milieux artificiels. Mais ce seraient, d'après lui, les *changements dans la circulation de l'eau* qui en déterminent l'avortement. De plus, l'humidité atmosphérique, anormalement élevée en tube de culture, favorise unilatéralement le développement du mycélium aérien. Au contraire, sur l'hôte vivant, la déshydratation se fait d'une manière fondamentalement différente. Effectivement, l'*Endothia parasitica* forme ses périthèces dans la nature, au moment où l'écorce commence à se dessécher, c'est-à-dire lorsque la circulation de l'eau diminue légèrement. Il en est de même pour beaucoup d'*Ascomycètes*, qui ont su s'adapter à la circulation défavorable de l'eau dans le milieu artificiel ; leurs périthèces se présentent en premier lieu aux endroits les plus secs de la gélose.

Les cas signalés par WEHMEYER démontrent que la dessiccation peut constituer le facteur prédominant pour la production des périthèces. Cette interprétation est d'une application très restreinte, car beaucoup d'espèces produisent leurs périthèces en culture, non pas aux endroits les plus secs, mais au contraire là où se maintient un maximum

d'humidité, au fond des tubes (*Hypomyces rosellus*), ou bien entre le verre et la gélose.

De tout ce qui précède, il résulte que les facteurs externes jouent certainement un rôle important dans la genèse des périthèces ; mais il faut aussi tenir compte des facteurs internes, inhérents à l'espèce. Prenons, par exemple, la polarité sexuelle du mycélium, qui se manifeste par son hétérothallie et qui est en rapport direct avec le développement des périthèces.

Voici comment j'ai résumé (1926) nos connaissances relatives à ce sujet : EDGERTON, ayant isolé en cultures monospermes des races de certains *Glomerella*, a constaté des différences entre celles qu'il qualifie de positives (+) et les autres, appelées négatives (—). Les premières ont un mycélium aérien floconneux à croissance plus vigoureuse que les races négatives. Elles se distinguent ensuite les unes des autres par un caractère physiologique particulièrement important : lorsqu'on combine par paires, sur un seul milieu de culture, les différentes races, il se forme à leur contact des périthèces bien plus nombreuses que si on les cultive isolément. EDGERTON attribue ce phénomène à leur *polarisation sexuelle* ; car, si l'on combine ces races avec d'autres, « non ascogènes », donc neutres, on n'obtient pas de périthèces du tout ; toutefois, cette polarité sexuelle ne semble pas être complète. Car, en réunissant des races positives et des races négatives, isolées de différents hôtes, il n'y a pas davantage production de périthèces.

La polarisation sexuelle semble inexistante chez beaucoup d'*Ascomycètes*, qui sont homothalles. Le fait a été vérifié expérimentalement par les frères MARCHAL chez les espèces fimicoles du genre *Chaetomium*.

Il en est de même pour le *Valsa Kunzei*, le *Diatrype stigma*, *Eutypella fraxinicola*, *Diapotha albo velata* et le *D. binocularata*, étudiés, à ce point de vue particulier, par WEHMEYER. Au contraire, chez le *Diaporthe pernicioso*, examiné par CAYLEY, de même chez le *Glæosporium nervisequum* (selon KLEBAHN), et le *Valsa leucostoma*, isolé par LEONIAN, les races productrices de périthèces se distinguent, par leurs origines,

des autres qui n'en forment pas, les premières provenant d'ascospores, les autres de conidies.

La polarisation sexuelle est *ébauchée* chez le *Fusarium moniliforme*. WINELAND en a isolé deux races, dont l'une produit, en culture monosperme, des périthèces rudimentaires ; l'autre, exclusivement du mycélium ; seule leur combinaison amène la production de périthèces normaux.

La différenciation sexuelle est nette chez le *Penicillium luteum* et représente, par conséquent, un caractère stable. Ici, les périthèces ne semblent même plus ébauchés en cultures monospermes, mais se forment en grande quantité, lorsqu'on combine par paires les cultures. L'activité sexuelle des races semble d'ailleurs liée, en grande ligne, à la faculté de liquéfier la gélatine, à l'incapacité de produire un pigment rouge et à la vigueur de la croissance végétative (DERX).

La polarité sexuelle semble fixée chez le *Ophiobolus Cariceti* (étudié par KIRBY). Ici, la formation de périthèces, par le contact des deux races sexuelles, va de pair avec la production d'un pigment. Il en est de même pour l'*Ascobolus magnificus*, saprophyte étudié par DODGE. Dans ce cas, la nature sexuelle des races a pu être démontrée directement par le fait qu'elles forment leurs organes reproducteurs exclusivement au contact. Ce détail, fort suggestif, n'a pu être mis en évidence chez les autres espèces à races sexuellement polarisées.

Tous ces faits sont très intéressants et mériteraient de nouvelles études ; mais on ne peut attribuer trop d'importance au rôle de l'hétérothallie ; car beaucoup d'espèces nettement homothalles sont incapables de donner des périthèces en culture pure. Tel est le cas des *Glomerella*, dont SHEAR a isolé et combiné de nombreux tronçons monospermes, sans jamais avoir observé la forme parfaite en milieu artificiel. Mais, lorsqu'il choisissait des tronçons qui avaient une tendance *naturelle* à fructifier sur gélose, ils produisaient des périthèces indistinctement en cultures monospermes ou polyspermes. Bref, le fait de la polarité sexuelle ne peut à lui seul nous expliquer pourquoi certaines espèces ne produisent pas de périthèces en milieux artificiels.

Par toutes ces considérations, on arrive finalement à la conclusion que l'incapacité de fructifier en culture constitue souvent un caractère héréditairement stable, non modifiable par l'action du milieu.

C'est ce qu'il faut admettre dans tous les cas où la réaction du Champignon en milieu artificiel correspond à celle qu'il présente dans la nature. On connaît ainsi certaines espèces de *Gnomonia* (*Rosæ*, *Coryli*, *Fragariæ*), qui se distinguent des espèces voisines par leur tendance très prononcée à produire des périthèces en milieu artificiel. Or, ces espèces ne donnent, en revanche, jamais de conidies. Ici le développement en culture de la forme parfaite peut être en rapport avec l'avortement de la forme imparfaite (KLEBAHN). Dans d'autres cas, elle dépend des conditions climatiques. Je cite (selon EDGERTON) certains *Glæosporium* de l'Amérique méridionale, qui fructifient en abondance dans leur pays d'origine et qui produisent également de nombreux périthèces en milieu artificiel. Au contraire, certaines espèces, boréales, où la production de la forme ascosporee est bien moins abondante, restent généralement stériles en culture.

Ces exemples démontrent que la réduction des périthèces est souvent d'ordre *biologique* et que, dans ces conditions, toute influence du milieu externe sera inopérante.

J'ai insisté, dans ce même ordre d'idées, sur le fait qu'il est impossible de déclencher, chez certaines espèces, la production soit de pycnides, soit de conidies. *Il n'existe, par conséquent, pas de milieu spécifique, ni pour ces organes, ni pour les périthèces.* Dans beaucoup de cas, un milieu synthétique quelconque leur convient aussi bien qu'un autre milieu « naturel », et on ne saurait prévoir leur développement ni sur l'un ni sur l'autre. Certaines espèces y maintiendront leurs caractères normaux, d'autres les modifieront, suivant leur sensibilité à l'action de la culture. Beaucoup d'entre elles présenteront finalement des symptômes de *dégénérescence*, après un certain laps de temps de longueur variable. J'ai constaté ce fait en particulier chez le *Hypomyces rosellus*, le *Ramularia variabilis* et le *Phleospora Bupleuri*. Un autre cas intéressant a été révélé chez le *Nectria pyrospæra*. Ici, la dégénérescence n'était

que temporaire; j'ai pu y remédier en repiquant le Champignon sur certains milieux à décoctions.

Pour décider quelle est, somme toute, dans les réactions, la part qui revient à l'influence du milieu et celle qui revient aux caractères inhérents du Champignon, j'ai cultivé mes espèces sur de nombreux milieux standardisés. J'ai trouvé, en résumé, que l'action morphogénique du milieu est bien plus complexe que ne l'avait supposé KLEBS et qu'elle est fréquemment contre-balancée par l'influence des caractères spécifiques des Champignons.

Mes conclusions s'accordent d'ailleurs avec les résultats qu'ont obtenus certains chercheurs par d'autres méthodes.

2. — Biométrie et expériences d'infection.

Je me suis servi finalement, au cours de mes recherches, de certaines méthodes complémentaires : 1° de l'étude biométrique; 2° de la culture des Champignons sur leurs hôtes vivants.

J'ai appliqué la méthode biométrique principalement aux petites espèces isolées de différents hôtes, qui appartenaient à un même genre collectif. En mesurant, par exemple, la longueur des conidies, j'ai trouvé que les courbes biométriques présentaient, d'une part, des particularités spécifiques, mais qu'elles offraient, de l'autre, des ressemblances incontestables, lorsqu'elles appartenaient aux espèces du même groupe biologique. Ce fait démontre que certains caractères morphologiques peuvent être liés corrélativement aux caractères biologiques et que, par conséquent, les courbes biométriques fournissent un excellent critérium de l'affinité des petites espèces. J'y reviendrai d'ailleurs dans mes publications ultérieures.

En ce qui concerne les expériences d'infection, leur bilan fut moins satisfaisant. Faute d'installations suffisantes, je n'ai pu obtenir des résultats aussi concluants que je ne l'eusse désiré. En outre, la dégénérescence de mes cultures de laquelle il était question tout à l'heure, entraînant la

disparition des conidies, a contribué à diminuer le rendement de mes essais.

Malgré l'insuffisance de mes résultats, je crois pouvoir en tirer les conclusions suivantes : les parasites étudiés dans ce mémoire présentent souvent une spécialisation prononcée. Je cite les *Ramularia Geranii silvatici* et *R. G. Phæi*, qui ne peuvent se substituer réciproquement, malgré qu'ils infectent des hôtes très voisins par leur biologie.

La spécialisation est moins avancée chez le *Ramularia Geranii pyrenaici*, puis chez le *Ramularia acris* et chez le *Ramularia Parietaræ*.

J'ai pu faire, lors de mes essais, quelques observations intéressantes relatives à la pénétration des parasites à l'intérieur de leurs hôtes respectifs. Ils envahissent les feuilles, généralement par leur face supérieure aussi bien que par leur face inférieure. A cela correspond le fait que leurs tubes germinatifs pénètrent ou bien directement par l'épiderme, ou bien qu'ils profitent des ouvertures normales, constituées par les stomates. Chez le *Ramularia Adoxæ*, au contraire, seule l'inoculation par la face inférieure est efficace.

En ce qui concerne les phases ultérieures de l'infection, j'ai pu suivre, pas à pas, chez l'*Ovularia Bistortæ*, l'infiltration du mycélium dans la lumière cellulaire. Ailleurs cette observation était moins facile, étant donné que le Champignon tue généralement les tissus de son hôte avant de les envahir. Or, l'opacité des cellules nécrosées diminue la visibilité du mycélium.

J'ai constaté ensuite que la dégénérescence rapide des plages envahies est en rapport avec la sécrétion de certaines substances toxiques, peut-être des pigments mêmes, très typiques pour les différentes espèces. Ces pigments sont violets chez le *Ramularia variabilis* et le *R. Lysimachix*, brun noirâtre chez la plupart des autres espèces.

Tout autrement se comporte le *Ramularia Lampsanæ*. Ce parasite ménage, au début du moins, les tissus de son hôte ; en obturant ses stomates, il en amène finalement la flétrissure et la mort. On pourrait établir un parallèle entre ce mode

d'infection très particulier et l'adaptation difficile de ce parasite aux milieux artificiels.

Arrivé à la fin de mon mémoire, je suis heureux d'exprimer mes sincères remerciements à M. R. MAIRE, professeur à la Faculté des Sciences d'Alger, qui a bien voulu mettre à ma disposition certains matériaux de recherches; puis à M. C. SHEAR, phytopathologiste du département d'Agriculture à Washington, qui s'est chargé de vérifier plusieurs de mes déterminations; enfin à tous ceux qui m'ont prêté leur aide précieuse et désintéressée.

*Alger, Faculté des Sciences, Laboratoire de Botanique.
Octobre 1927.*

*Note ajoutée pendant l'impression (Voir page 207). — L'observation, faite en culture suivant laquelle *Cercospora Smilacina* produit des pycnides, a pu être confirmée par la découverte, à l'intérieur des feuilles de ces organes, mûris en novembre et renfermant des spores bactérioides de 1 μ de diamètre.*

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ADERHOLD. — 1900. *Mycosphærella cerasella* nov. sp., Die Perithezien form von *Cercospora cerasella*, und ihre Entwickelungs Geschichte (*Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, vol. XVIII, p. 246).
- APPEL et WOLLENWEBER. — 1910. Grundlage zur Monographie von *Fusarium* (*Mitt. d. kaiserl. biol. Reichsanstalt.*, Bd. VIII, p. 1).
- APPEL O. et H. W. WOLLENWEBER. — 1910. Die Kultur als Grundlage zur besseren Unterscheidung systematisch schwieriger Hyphomyceten (*Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, p. 435).
- ARCHER. — 1926. Morphological caracters of some Sphæröpsidales in culture (*Annales mycologici*).
- ATKINSONGEO. — 1912. The perfect stage of the Ascochyta on the hairy vetch (*Bot. Gaz.*, vol. LIV).
- BARY (DE). — 1886. Ueber einige Sclerotiniera und Sclerotinienkrankheiten (*Bot. Zeits.*, Bd. XLIV, p. 377).
- BAUKE. — 1876. Beiträge zur Kenntniss der Pycniden (*Nova Acta. Ksl. Leop. Carol. Ak. d. Nat.*, vol. XXXVIII, n° 5).
- BEAUVERIE. — 1900. Étude sur le polymorphisme des Champignons (*Annales des sciences naturelles*).
- BERKELEY. — 1926. Studies on *Botrytis* (*Transactions of the Royal Canadian Institution*, vol. XV).
- BESSEY (ERNST). — 1904. Bedingungen der Farbstoffbildung bei den Fusarien, S. 301.
- BEZSSONOF (N.). — 1919. Ueber die Züchtung von Pilzen auf hoch Konzentrierten rolwzuckerhalkgen Nährböden und über die chondriomfrage. (*Ber. d. deutsch. bot. Ges.* XXXVII, p. 136).
- BOAS (F.). — 1921. Bemerkungen über konidienbildende Stoffe bei Pilzen (*Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, vol. XXXVII).
- BOLLE. — 1924. Die durch Schwärzepilze (Phæodictyææ) erzeugten Pflanzenkrankheiten (*Præfscript Amsterdam*).
- BREFELD. — *Mykologische Untersuchungen*, Heft X.
- BRENNER (WIDAR). — 1914. Die Stickstoffnahrung der Schimmelpilze (*Centralbl. f. Bact.*, vol. II, S. 40, p. 555).
- BRENNER (WIDAR). — 1918. Farbstoffbildung bei *Penicillium purpurogenum* (*Svensk. botanisk Tidskrift*).
- BRIERLEY (W.-B.). — 1918. Experimental studies on the specific value of morphological caracters in Fungi (*Proc. Linn. Soc. London*).
- BROWN et HORNE. — 1924. Studies in the Genus *Fusarium* (*Ann. of Bot.*, vol. XXXVIII).

- BROWN. — 1925. Studies in the Genus *Fusarium*. II. An analysis of factors which determine the growth forms of certain strains (*Ann. of Bot.*, p. 373).
- BURGER. — 1926. Variation in *Colletotrichum glaucosporioides* (*Journal of Agricultural Research*, vol. XX, p. 723).
- BURKHOLDER. — 1925. Variations in a member of the Genus *Fusarium*, grown in culture for a period of five years (*Amer. Journ. of Bot.*, p. 245).
- BUTLER et WAKEFIELD. — 1927. On the life history of a Fungus parasitic on *Antirrhinum majus* with some remarks on the genus *Heterosphaeria* (*Trans. of the Brit. Myc. soc.*, p. 169).
- BÜSGEN. — 1918. Biolog. Studien über *Botrytis cinerea* (*Flora, Stahl Festband*, p. 606).
- BUTKEWITSCH. — 1903. Umwandlung der Eiweissstoffe durch niedere Pilze und ihr Zusammenhang mit (einigen Bedingungen ihrer Entwicklung (*Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot.*, vol. XXXVIII, p. 147).
- BUTKEWITSCH. — 1922-1923. Ueber die Bildung der Oxalsäure und des Ammoniaks in den Kulturen von *Aspergillus niger* auf Pepton (*Biochem. Zeitschr.*, vol. CXXIX).
- CAYLEY. — 1921. Some observations on the Life History of *Nectria galligena* Bres. (*Ann. of Bot.*, vol. XXXV, p. 79).
- CHODAT (F.). — 1926. Recherches expérimentales sur la mutation chez les Champignons (*Bull. Soc. Bot. de Genève*, S. 2, vol. XVIII).
- CLAUSSEN. — 1912. Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. *Pyronema confluens* (*Zeitschr. für Bot.*, vol. IV, p. 1-64).
- COOLEY. — 1914. A study of physiological relations of *Sclerotinia cinerea* (*Ann. Missouri bot. Gard.*, p. 291).
- COONS. — 1916. Factors involved in the growth and pycnidium formation of *Plenodomus fuscomaculans* (*Journ. Ag. Res.*, 713-785).
- COONS et LEVINE. — 1920. The relation of light to pycnidium formation in the Sphaeropsidales (*Mich. Acad. Sc. Ann. Rept.*, vol. XXII, p. 209-213).
- COUPIN et FRIEDEL. — 1904. Sur la biologie du *Sterigmatocystis versicolor* (*C. R. Ac. Sc.*, 1119).
- CRABILL (C.-H.). — 1912. Results of pure culture studies on *Phyllosticta pirina* (*Science*, n° 5, vol. XXXVI, p. 155-157).
- CZAPEK. — 1902. Untersuchungen über die Stickstoffgewinnung und Eiweissbildung bei Pilzen (*Hofmeisters Beiträge zur chemischen Physiologie*, vol. I, p. 538).
- DANILOW. — 1925. Zur Frage nach der Pigmentbildung bei der Pilzen (*Ber d. deutsch. bot. Ges.*, vol. XLIII, p. 27).
- DER. — 1925. L'hétérothallie dans le genre *Penicillium* (*Bull. Soc. myc. de France*, vol. XL).
- FOBELT. — 1909. Beiträge zur Kenntniss eines pigmentbildenden *Penicillium*. (*Dissertation Halle*).
- DODGE (B. O.) — 1926. The Life History of *Ascobolus magnificus* (*Mycologia*, XII).
- DODGE (B. O.) — 1923. Origin of the Central and Ostiolar Cavities in Pycnidia (*Journal of Agricultural Research*).
- DUGGAR, SEVERY et SCHMITZ. — 1917. Studies in physiology of fungi IV. The growth of certain fungi in plant decoctions (*Missouri Bot. Gard.*, vol. IV, p. 169).

- EDGERTON (C. W.). — 1908. The physiology and development of some anthracnoses (*Bot. Gaz.*, vol. XLI, p. 367).
- ELFVING. — 1890. Einfluss des Lichtes auf die Pilze (*Dissert. Helsingfors*).
- ELLIS (J. B.) and EVERHART (B. M.). — 1885. On *Ramularia obovata* Fuckel (North American species of *Ramularia*) (*Journal of mycology*, vol. I, p. 73, 83, 102, 1885).
- ELLIS (J. B.) et EVERHART (B. M.). — Additions to *Ramularia* and *Cercospora* (*Journ. of mycol.*, vol. IV, p. 1).
- ESCHENHAGEN. — 1889. Der Einfluss von Lösungen verschiedener Concentration auf das Wachstum von Schimmelpilzen (*Dissert. Leipzig*).
- FISCHER (W.). — 1913. Zur Physiologie von *Phoma betæ*. (*Arb. der Abteilung für Pflanzenkrankheiten des Kaiser-Wilhelm Instituts für Landwirtschaft in Bromberg*).
- FRANK. — 1878. Ueber einige Schmarotzerpilze, welche Blattkrankheiten verursachen (*Bot. Zeitung*, vol. XXXX, p. 625).
- GARMAN et STEVENS. — 1920. The genus *Septoria* presented in tabulation with discussion (*Mem. of the Illinois Statens Academy*, vol. XIII, p. 1760).
- GRAVE. — 1912. *Sphaerella* and *Mycosphærella* (*Journ. Bot.*, vol. L, p. 89-92).
- GROSSENBACHER (I. G.). — 1909. *Mycosphærella* wilt of melons (*Techn. Bull.*, n° 9, New-York Agr. Experim. Station).
- GUBA. — 1925. *Phyllosticta* leaf spot, fruit blotch and canker of the apple. (*Illinois Agricultural Experim. Station*, bull. CCLVI).
- HEMMI TAKEWO. — 1920. Beiträge zur Kenntniss der Morphologie und Physiologie der japanischen Glæosporien (*Journal of the College of Agriculture, Hokkaido Imperial University, Sapporo, Japan*, vol. IX, p. 1).
- HIGGINS. — 1914. Life history of a new species of *Sphaerella* (*Mycologisches Centralblatt*, vol. IV, 1914, p. 187).
- HIGGINS. — 1920. Morphology and life history of some Ascomycetes with special reference to the presence and function of spermatia (*American Journ. Bot.*, p. 435).
- HÖHNEL (FR.). — 1902. Fragmente zur Mykologie. I. Mitteilung Sitzungsber. d. Kais. Ak. der Wissensch. (*Wien. Math. Naturw.*, Kl. CXI, p. 1040).
- HÖHNEL. — 1903. Ueber einige Ramularien auf Doldengewächsen (*Hedwigia*, vol. XLII, p. 176-178).
- HÖHNEL (FR.). — 1904. Mykologische Fragmente (*Ann. Mycol.*, vol. II, p. 57).
- HÖHNEL. — 1905. Mykologische Fragmente, LXXVI. Zur Synonymie einiger Pilze (*Annales mycologici*, vol. III, p. 189).
- HÖHNEL. — 1916. Fragmente zur Mykologie CXCIX (*Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften. Math. naturw.*, Kl. I, p. 125).
- HÖHNEL. — 1924. Beitrag zur Kenntniss der Gattung *Cylindrosporium* Grev. (*An. myc. Wien*, vol. XXII, p. 1-2).
- HOPKINS. — 1922. The effect of lactic acid on spore production by *Colletotrichum Lindemuthianum* (*Phytopathology*, vol. XII, p. 390).
- JARIUS (MAX). — 1856. *Ascochyta Pisi* bei parasitischer und saprophyter Ernährung (*Bibl. Bot.*, vol. XXXIV, p. 1-45).
- JOST (L.). — 1925. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. II Aufl., Bd. II.
- JOUNG et BENNET. — 1922. Growth of some parasitic fungi in synthetic culture media (*American Journ. of Bot.*, vol. IX, p. 459).
- JSTVANFFI. — 1915. Études microbiologiques et mycologiques sur le Rot gris

- de la Vigne, *Botrytis cinerea* (Ann. de l'Inst. centr. ampéologique roy. hongr., 1908).
- KASAI. — 1903. Cultural studies on *Giberella Saubinetii* with its parasitic on rice plant. (Ber. des Ohara Landw. Inst.).
- KAUFFMAN. — 1900. A contribution to the physiology of the *Saproleginaceæ* (Ann. of Bot., vol. XXII, p. 361).
- KEMPTON. — 1919. Origin and development of the pycnidium (Bot. Gaz., vol. LXVIII, p. 233).
- KILLIAN (CH.). — 1921. Ueber die Ursachen der Spezialisierung bei den Ascomyceten. I. Die *Monilia cinerea* der Kirschen (Centr. f. Bakt. II, vol. LIII, p. 560).
- KILLIAN (CH.). — 1923. Le *Polythrincium Trifolii* Kunze, parasite du Trèfle (Bull. Soc. path. végétale).
- KILLIAN (CH.). — 1923. Études biologiques du genre *Ramularia* (I^{re} partie) (Bull. soc. path. vég. et d'entom. agr., vol. X, p. 1-26).
- KILLIAN. — 1925. Observations sur la culture de quelques Ascomycètes récoltés en Algérie, I. Partie (Bull. de la Soc. d'Hist. nat. Afr. du Nord, t. XVI, p. 168).
- KILLIAN. — 1925. Le *Cylindrosporium Heraclei* (Lib.) v. HÖHNEL, parasite du *Heracleum Spondylium* L. (Bull. trim. soc. myc. de France).
- KILLIAN (CH.). — 1926. Études biologiques du genre *Ramularia* (2^e partie) (Annales des Épiphyties).
- KILLIAN (CH.). — 1926. Caractères morphologiques et cultureux du *Vermicularia Eryngii* (Bull. Soc. myc. de France, t. XLII, p. 51).
- KILLIAN (CH.). — 1926. Variations des caractères morphologiques et biologiques chez les Ascomycètes et les Deutéromycètes parasites (Bull. Soc. path. végét. et d'entomologie agric.).
- KILLIAN (CH.). — 1927. Le *Phyllachora Podagrariæ* (Roth), Karst., parasite de l'*Ægopodium Podagraria* L. (Bull. Soc. myc. de France).
- KIRBY. — 1923. Heterothallism in *Ophiobolus Cariceti* (Phytopath., p. 13).
- KISSLING. — 1889. Zur Biologie von *Botrytis cinerea* (Hedwigia, S. 227).
- KLEBAHN (H.). — Untersuchungen über einige *Fungi imperfecti* und die zugehörigen Ascomycetenformen I, II. (Jahrb. für wiss. Bot., vol. XLVII, p. 485).
- KLEBAHN (H.). — 1902. Die Peritheciumform von *Phleospora Ulmi* und *Glæosporium nervisequum* (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., vol. XII).
- KLEBAHN (H.). — 1905. Zusammenhänge von Ascomyceten und *Fungi imperfecti* (Centr. f. Bak., II, vol. XV, p. 336).
- KLEBAHN (H.). — 1906. Untersuchungen über einige *Fungi imperfecti* und die zugehörigen Ascomycetenformen. III. *Glæosporium Ribis* (Lib.), Mont. et Desm. (Zeitschr. f. Pflanzenkr., vol. XVI, p. 65).
- KLEBAHN. — 1910. Krankheiten der Sellerie (Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten, p. 1).
- KLEBAHN (H.). — 1918. Haupt- und Nebenfruchtformen der Ascomyceten. I Teil, Eigene Untersuchungen (Berlin. Gebr. Bornträger).
- KLEBAHN (H.). — 1918. Zur Biologie der Ascomyceten (Ber. d. deutsch. bot. Ges.).
- KLEBS (G.). — 1898. Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze (Jahrb. wiss. Bot., vol. XXXII, p. 1).

- KLEBS (G.). — 1899. Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze (*Jahrb. wiss. Bot.*, vol. XXXIII, p. 513).
- KLEBS (G.). — 1900. Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze (*Jahrb. wiss. Bot.*, vol. XXV, p. 89).
- KLEBS (G.). — 1896. Die Bedingung der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, 1896.
- KLEBS (G.). — 1913. Fortpflanzung der Gewächse (Physiologie) (*Handwörterbuch der Naturwissenschaften*, vol. IV, p. 276).
- KLOTZ (L. J.). — 1923. A study of the Early Blight Fungus, *Cercospora Apii* Fres. (*Agr. exp. Sta. Michigan*, bull. 63).
- KLOTZ. — 1923. Studies in the Physiology of the Fungi. XVI. Some aspects of nitrogen metabolism in Fungi (*Ann. Miss Bot. Gard*, vol. X, 299-368).
- KRÜGER (Fr.). — 1913. Beiträge zur Kenntniss einiger Glæosporien (*Arb. aus der Kaisere. biol. Reichsanstalt.*, Bd. IX).
- LABORDE. — 1896. Recherches physiologiques sur une moisissure nouvelle, *Eurotiopsis Gayoni*. (*Thèse de Paris*).
- LAIBACH. — 1919. Zur Kenntniss der Gattung *Septoria* (*Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, p. 245).
- LAIBACH. — 1920-1921. Untersuchungen über einige *Septoria* Arten und ihre Fähigkeit zur Bildung höherer Fruchtformen I-IV (*Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten*, vol. XXX et XXXI).
- LAIBACH. — 1920. Untersuchungen über einige *Ramularia* und *Ovularia*-Arten und ihre Beziehungen zur Ascomycetengattung, *Mycosphærella*. I. (*Centr. f. Bact.*, II, vol. LIII, p. 548).
- LAIBACH (F.). — 1922. Untersuchungen über einige *Ramularia* und *Ovularia* Arten und ihre Beziehungen zur Ascomycetengattung *Mycosphærella*. II. (*Centralbt. für Bacter*, II., vol. LV, p. 284).
- LAPPALAINEN. — Biochemische Studien an *Aspergillus niger* *Ofversigt af Finsk. vetenskaps Akademiens Handlingar*.
- LA RUE et BARLETT. — 1922. A demonstration of numerous distinct strains within the nominal species *Pestalozzia Guepini* (*Amer. Journ. of Botany*, p. 79).
- LASNIER. — 1908. Recherches biologiques sur deux *Glæosporium* (*Bull. Soc. myc. de France*, vol. V, p. 27).
- LEHMANN. — 1923. Pod and Stem Blight of Soybean (*Ann. of the Missouri Bot. Garden*, vol. X, 111-178).
- LEININGER. — 1911. Zur Morphol. u. Physiol. der Fortpflanzung bei *Pestalozzia Palmarum* (*Bot. Centralblatt.*, Bd. XXIX).
- LENDNER. — 1896. Des influences combinées de la lumière et du substratum sur le développement des Champignons (*Annales des Sciences Naturelles, Botanique*).
- LEONIAN (LEON-H.). — 1923. The physiology of perithecium and pycnidium formation in *Valsa leucostoma* (*Phytopathology*, 13).
- LEONIAN (LEON-H.). — 1924. A study of factors promoting pycnidium-formation in some Sphærospidales (*American Journal of Botany*, vol. XI).
- LIKHITÉ. — 1926. Développement et biologie de quelques Ascomycètes (*Revue gén. de Botanique*).
- LUTZ (L.). — 1925. Sur la culture des Champignons Hyménomycètes en milieu artificiel (*Bull. Soc. myc. France*, vol. XLI, p. 310).
- LUIYK (VAN). — 1919. Ueber *Glæosporium Tremulæ* und *Glæosporium Populi albæ* (*Ann. myc.*, p. 110).

- LUIJK (VAN). — 1925. Frequentie kurven als hulpmiddel to begrenzing van Schimmel Geslachten (*Meded. Nederl. Mycol. Vereen. Wageningen*, vol. XIV).
- MAGNUS (P.). — 1905. Zwei parasitische Harpogonium-arten und der Zusammenhang einiger Stilbeen mit Ovularia und Ramularia (*Hedwigia*, XLVIII, p. 371).
- MAIRE (R.). — 1919. Schedæ ad Mycothecam Boreali-Africanam (*Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord*, X, p. 149).
- MANGIN. — 1899. Sur les *Septoria graminum*, destructeur des feuilles du Blé (*Bull. Soc. myc.*, p. 108).
- MARCHAL (EL. et EM.). — 1923. De l'homothallie de quelques Ascomycètes (*Ac. Roy. Belge, Bull. CIV*, p. 9).
- MATSUMOTO et TOMOYASA. — 1925. Studies on purple speck of Soybean seed (*Ann. of the phytopath. Society of Japan*, vol. I).
- MATZ. — 1916. A method to induce sporulation in culture of *Botrytis Berengeriana* (*Phytopathology*, vol. I, p. 133).
- MEDISCH (MARC). — 1910. Zur Physiologie von *Hypocrea rufo* (*Jahrb. für wiss. Botanik*, Bd. XLVIII, S. 591).
- MELHUS. — 1913. *Septoria Pisi* in relation to Pea Blight (*Phytopathology*, III).
- MIKIO KASAI. — 1922. Ueber einen auf der Binse parasitisch lebenden Pilz, *Cercosporina juncicola* (*Ber. Ohara Inst. landw. Forschung*, II).
- MILBURN (TH.). — 1904. Änderung der Farbe bei Bakterien und Pilzen (*Centralbl. f. Bact.*, II, p. 129).
- MOLLIARD (M.) et COUPIN (H.). — 1903. Influence du K sur la morphologie du *Sterigmatocystis nigra* (*Rev. gén. de Bot.*, t. XV, p. 401).
- MOLLIARD. — 1903. Sur le rôle des Bactéries dans la production des périthèces de l'*Ascobolus* (*C. R. Ac. sc. Paris*, p. 899).
- MOLLIARD (M.). — 1920. Sur les caractères présentés par le *Sterigmatocystis nigra* en présence d'une dose réduite de phosphore (*C. R. Soc. Biol.*, vol. LXXXIII).
- MOLLIARD (M.). — 1920. Influence d'une dose réduite de potassium sur les caractères physiologiques du *Sterigmatocystis nigra* (*C. R. Soc. Biol.*, 1920).
- MOLLIARD (M.). — 1923. Sur le déterminisme de la formation des conidies chez le *Sterigmatocystis nigra* (*C. R. Ac. Sc.*, p. 1857).
- MOLLIARD (M.). — 1924. Retentissement de la composition minérale du milieu nutritif sur la structure du *Sterigmatocystis nigra* (*C. R. Ac. sc.*, p. 1865).
- MOLZ. — 1907. Ueber die Bedingungen der Entstehung der durch *Sclerotinia fructigena* erzeugten Schwarzfäule der Apfel (*Centralbl. für Bakt.*, Bd. XVII).
- NADSON. — 1922. Substances colorantes des Bactéries et des Champignons comme moyens de défense et d'attaque (*Bull. Jard. Bot. princ. Rép. Russe*, vol. XXI).
- NAUMANN. — 1910. Bedingung der Pigmentbildung von *Epicoccum purpureum* (*Hedwigia*, LI, p. 135).
- NIESCHULZ. — 1922. Zur Kenntniss der Pykniden und ihrer Abhängigkeit von einigen Aussenfaktoren (*Diss. math. naturw. Fak. Hamburg*).
- NIKITINSKY. — 1904. Ueber die Beeinflussung der Entwicklung einiger Schimmelpilze durch ihre Stoffwechselprodukte (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, vol. XL, p. 1).
- NISIKADO et MIYAKE. — 1922. Studies on *Helminthosporium* of the rice plant (*Ber. der Ohara Instituts für landwirtschaftliche Forschung*, Bd. II).
- PELTIER. — 1912. Physiology and life history of a parasitic *Botrytis* on Pepper and Lettuce (*Ann. of the Missouri Bot. Garden*).
- PETRAK. — 1915-1916. Beiträge zur Pilzflora von Mähren und österreichisch

- Schlesien (*Annales Mycologici*, vol. XIII, p. 47, et *Annales Mycologici*, vol. XIV, p. 163).
- PETRAK. — 1927. Mykologische Notizen : *Ramularia Coleosporii* (*Annales Mycologici*, vol. XXV, p. 220).
- PIETERS (A.). — 1915. Relation between vegetation and reproduction vigor of some *Saprolegniaceæ* (*Amer. Journ. of Bot.*, p. 529).
- POOL (V. W.) and MAC KAY. — 1916. Relation of stomatal movement to infection by *Cercospora beticola* (*Jour. Agr. Res.*, vol. VI, p. 1011-1038).
- POTEBNIA. — 1920. Beiträge zur Micromycetenflora Mittel Russlands (*Annales Mycologici*, 1920, p. 40).
- PRILLIEUX (E.-E.). — 1892. Maladies des Artichauts produites par *Ramularia Cynaræ* Sacc. (*Bull. Soc. myc. France*, vol. VIII, p. 144-146).
- RACIBORSKY. — 1896. *Basidiobolus ranarum* (*Flora*, t. LXXXII, p. 107).
- RAY. — 1897. Variations des Champignons inférieurs sous l'influence du milieu (*Thèse de Paris*).
- RAYBAUD (L.). — 1912. Influence du milieu sur les Champignons inférieurs (*Rev. gén. Bot.*, vol. XXIV, p. 392).
- REDDICK. — 1911. The Black Rot disease of Grapes (*Agr. exp. stat. Cornell Univ. Dep. of Plant. path.*).
- REIDEMEISTER. — 1909. Die Bedingungen der Sklerotien und Sklerotienringbildung von *Botrytis cinerea* auf künstlichen Nährböden (*Ann. mycolog.*).
- ROARK. — 1921. The *Septoria* leaf spot of *Rubus* (*Phytopathology*, vol. XI).
- ROBINSON (W.). — 1926. The conditions of growth and development of *Pyronema confluens* (*Annals of Botany*, vol. XL).
- SARTORY (A.). — 1916. De l'influence d'une Bactérie sur la production des périthèces chez un *Aspergillus* (*C. R. Soc. Biol.*, vol. LXVIII, p. 174).
- SARTORY (A.) et MEYER (R. J.). — 1926. Recherches sur les causes de l'apparition des périthèces chez *Aspergillus fumigatus* (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXXIV, p. 1020).
- SCHAFFNIT und BÖNING. — 1925. Die Brennfleckenkrankheit der Bohnen (*Forsch. aus d. Geb. der Pflanzenkrankh. u. d. Immunität im Pflanzenreich.*, 1 Mitt.).
- SCHNEIDER-ORELLI. — 1912. Zur Kenntniss der mitteleuropäischen und nordamerikanischen *Glæosporium fructigenum* (*Centr. f. Bact.*, II, p. 459).
- SCHOSTAKOWITSCH (W.). — 1895. Ueber die Bedingungen der Conidienbildung bei Rosthaupilzen (*Flora*, vol. LXXXI, p. 362).
- SCHWARZ. — 1922. Das Zweigsterben der Ulmen, Trauerweiden und Pfirsichbäume (*Phytopath. Lab. Willie Commelin Scholten, Baarn*).
- SCHWEITZER (G.). — 1923. Beiträge zur Entwicklung und Biologie von *Ascobolus citrinus* (*Zeitschr. f. Bot.*, p. 529).
- SCOTT. — 1923-1924. Cultural characters of certain *Colletotrichum* species (*Ann. Rept. Quebec Soc. Protection of Plants*, p. 123-237).
- SHEAR et WOOD. — 1913. Studies of Fungous parasites belonging to the genus *Glomerella* (*U. S. Department of Agriculture*, bull. CCLII).
- SHEAR, STEVEN et TILLER. — 1917. *Endothia parasitica* and related species (*U. S. Department of agriculture*, bull. CCCLXXX).
- SIDERIS. — 1921. The role of the p_H in the development of pigments of *Fusarium* (*Journ. Agr. Res.*, vol. XXX).
- SMALL. — 1926. The occurrence of a species of *Colletotrichum* (*British mycological Society*, p. 112).

- SMITH (RALPH). — 1901. *Botrytis* and *Sclerotinia* and their relation in plant diseases (*Bot. Gaz.*, vol. XXIX, S. 369).
- STERNON (F.). — 1925. L'hétérogénéité du genre *Ramularia* (*Thèse Fac. Pharmacie de Nancy*).
- STERNON (F.) et MARCHAL (E.). — 1925. Sur les rapports existant entre la forme conidienne du type *Ramularia* et le genre *Entyloma* (*Bulletin de la Société royale botanique Belgique*, LVII).
- STERNON (F.). — 1926. Considérations sur la systématique des Champignons imparfaits (*Bulletin de la Société royale botanique Belgique*, LVIII, p. 230).
- STEWENS (F.-L.) et HALL (I.-G.). — Variation of Fungi due to Environment (*Bot. Gaz.*, vol. XLVIII, p. 30, 1909).
- STEVENS. — 1917. The Influence of certain climatic factors on the development of *Endothia parasitica* (Murr.) And. (*Am. Jour. of Bot.*, vol. I, p. 1-32).
- STEVENS. — 1922. The *Helminthosporium* foot-rot of Wheat, with observations on the morphology of *Helminthosporium* and on the occurrence of saltation in the Genus (*Natural History Survey*, vol. XIV).
- STONE. — 1912. The life history of *Ascochyta* on some leguminous plants (*Ann. myc.*, vol. X).
- STONEMAN. — 1898. A comparative study of the development of some anthracnoses (*Bot. Gaz.*, vol. XLIII, p. 69-120).
- TAKIMOTO. — 1923. On the vitality of *Cercospora beticola* (*Ann. Phytopat. Soc. Japon*, vol. I).
- TANRET. — 1896. Action des nitrates, sulfates, chlorhydrates et phosphates d'ammonium sur l'*Aspergillus niger* (*Bull. Soc. Chim. Paris*, vol. XVII, p. 914).
- TRAVERSO. — 1904. Micromiceti italiani nuovi e interessanti (*Soc. Bot. Ital.*, p. 218).
- TULASNE. — 1865. *Selecta fungorum Carpologia*.
- VASSILJEVSKY (N.). — 1925. Zur Morphologie und Biologie von *Ovularia auf Alchemillen* (*Morbi plantarum*, Leningrad, p. 18-25).
- VASSILJEVSKY. — 1925. Biologie von *Septoria Ribis* (*Morbi plantarum*, Leningrad).
- VAUGHAN (R. E.). — 1913. *Mycosphærella pinodes*, the ascigerous stage of *Ascochyta Pisi* (*Phytopathology*, vol. III, p. 71).
- VINCENS. — 1917. Recherches organogéniques sur quelques Hypocréacées (*Thèse de Paris*).
- VINCENS. — 1926. Mode de formation et structure des conceptacles du *Coriothyrium concentricum* (*Bull. Soc. myc. France*, t. XLII, p. 178).
- VOGLINO (P.). — 1903. Sullo sviluppo della *Ramularia æquivoca* (Ces.) Sacc. (*Malpighia*, vol. XVII, p. 16-22).
- VÖSS (W.). — 1884. Zwei unbeschriebene Pilze der Flora Krains aus den Gattungen *Phyllosticta* und *Ramularia* (*Österr. Bot. Zeitschr.*, vol. XXXIII, p. 174).
- VUILLEMIN. — 1905. Recherches sur les Champignons parasites des feuilles de Tilleul, *Cercospora*, *Phyllosticta*, *Helminthosporium* (*Ann. myc.*, vol. III).
- WAKSMAN. — 1917. The Influence of available Carbohydrates upon ammonium accumulation by microorganisms (*Journ. Am. Chem. Soc.*, vol. XXXIX).
- WEBER. — 1922. *Septoria* diseases of Cereals (*Phytopathology*, vol. XII, p. 449).

- WEHMEYER. — 1926: A biologic and phylogenetic study of the stromatic Sphæriales (*Amer. Journ. Bot.*, vol. XIII, p. 575).
- WELLS. — 1925. Taxonomic studies on the genus *Cercospora* in the Philippine Islands (*American Journ. Bot.*, p. 195).
- WERNER (C.). — 1898. Die Bedingungen der Konidienbildung bei einigen Pilzen (*Diss. Frankfurt am Main*).
- WESTERDIJK et VAN LUYK. — 1920. Die Glæosporien der Eiche und der Platane, I (*Mededeelingen uit het Phytopath. Lab. Willie Commelin Scholten Baarn*, vol. IV).
- WESTERDIJK et VAN LUYK. — 1924. Die Glæosporien der Eiche und der Platane, II (*Mededeelingen uit het Phytopath. Lab. Willie Commelin Scholten Baarn*, vol. VI).
- WESTERDIJK et VAN LUYK. — 1924. Eine Anthraknose des Kümmels (*Phytopath. Lab. Willie Commelin Scholten Baarn*, vol. VIII).
- WINELAND. — 1923. The production in culture of ascigerous stage of *Fusarium moniliforme* (*Phytopathology*, vol. XIII, p. 51).
- WOLLENWEBER (H. W.). — 1913. Eine morphologisch pathologische Studie zur Abgrenzung von Pilzgruppen mit cylindrischen und sichelförmigen Conidienformen (*Phytopathology*, vol. III, n° 197).
- WOLLENWEBER. — 1913. *Ramularia*, *Mycosphærella*, *Nectria*, *Calonectria* (*Phytopathology*, vol. I).
- WOLLENWEBER, SHERBAKOFF, REINKING, JOHANN et BAILEY. — 1925. Fundamentals for taxonomic Studies in *Fusarium* (*Journal of agricultural Research*, vol. XXX, p. 833).
- ZIKES. — 1922. Ueber Perithecienbildung bei *Aspergillus Oryzæ* (*Centralbl. f. Bacteriol.*, vol. II, p. 56).
-

TABLE DES MATIÈRES

I. INTRODUCTION.....	101
II. PARTIE DESCRIPTIVE.....	108
a. Technique	108
b. Matériel.....	109
c. Recherches : Genre <i>Ramularia</i>	109
1. <i>Ramularia Sambucina</i>	110
α. <i>Ramularia Sambucina ebuli</i>	111
β. <i>Ramularia Sambucina racemosi</i>	115
γ. <i>Ramularia Sambucina nigri</i>	117
2. <i>Ramularia Geranii</i>	122
α.-γ. <i>Ramularia Geranii pusilli, pyrenaici, silvatici</i>	122
δ. <i>Ramularia Geranii Phæi</i>	125
3. <i>Ramularia acris</i>	131
4. <i>Ramularia æquivoca</i>	134
5. <i>Ramularia Ranunculi flabellati</i>	136
6. <i>Ramularia variabilis</i>	143
7. <i>Ramularia Lysimachiz</i>	146
8. <i>Ramularia Lampsanæ</i>	150
9. <i>Ramularia Adoxæ</i>	151
10. <i>Ramularia Prenanthis</i>	152
11. <i>Ramularia Cicutæ</i>	155
12. <i>Ramularia Leonuri</i>	158
13. <i>Ramularia Heraclei</i>	160
14. <i>Ramularia calcea</i>	162
15. <i>Ramularia Ajugæ</i>	164
16. <i>Ramularia Uredinis</i>	168
17. <i>Ramularia Parietariæ</i>	173
18. <i>Phyllosticta Antirrhini</i>	173
Genre <i>Ocularia</i>	175
19. <i>Ocularia haplospora</i>	179
20. <i>Ocularia Bistortæ</i>	179
21. <i>Ocularia bulbigera</i>	182
22. <i>Ocularia sphæroïdea</i>	185
23. <i>Ocularia alpina</i>	189
24. <i>Graphium pallescens</i>	192

Genre <i>Cercospora</i>	195
25. <i>Cercospora Malvarum</i>	199
26. <i>Cercospora Mercurialis</i>	201
27. <i>Cercospora Ceratoniae</i>	204
28. <i>Cercospora Smilacina</i>	205
Genre <i>Septoria</i>	209
29. <i>Septoria Galeopsidis</i>	212
30. <i>Septoria Unedonis</i>	218
31. <i>Septoria Flammulae</i>	221
32. <i>Septoria silvicola</i>	224
33. <i>Septoria Podagrariae</i>	226
34. <i>Septoria Heraclei</i>	226
35. <i>Phleospora Bupleuri</i>	227
Genre <i>Hypomyces</i>	228
36. <i>Hypomyces rosellus</i>	230
37. <i>Hypomyces aurantius</i>	235
38. <i>Hypomyces chrysospermus</i>	237
Genre <i>Diplocadium</i>	239
39. <i>Diplocadium minus</i>	239
III. LITTÉRATURE GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS.....	242
1. Le déterminisme des différents organes.....	244
a. Conidies.....	244
b. Sclérotés.....	251
c. Pycnides.....	253
d. Périthèces.....	265
2. Biométrie et expériences d'infection.....	279
IV. INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....	282

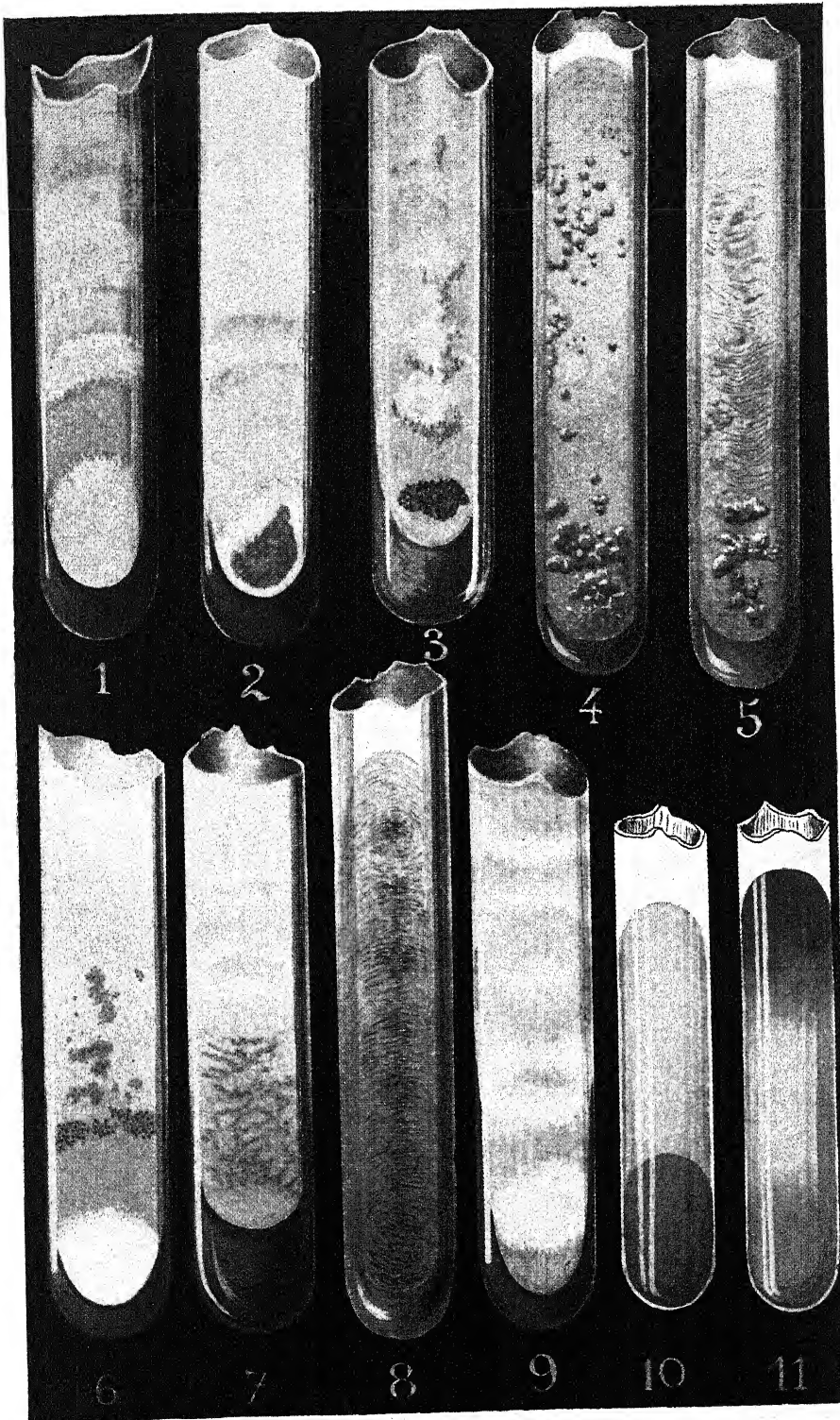


Fig. XL. — (1-11) *Hypomyces rosellus*.
Cultures en tubes (gr. nat.).

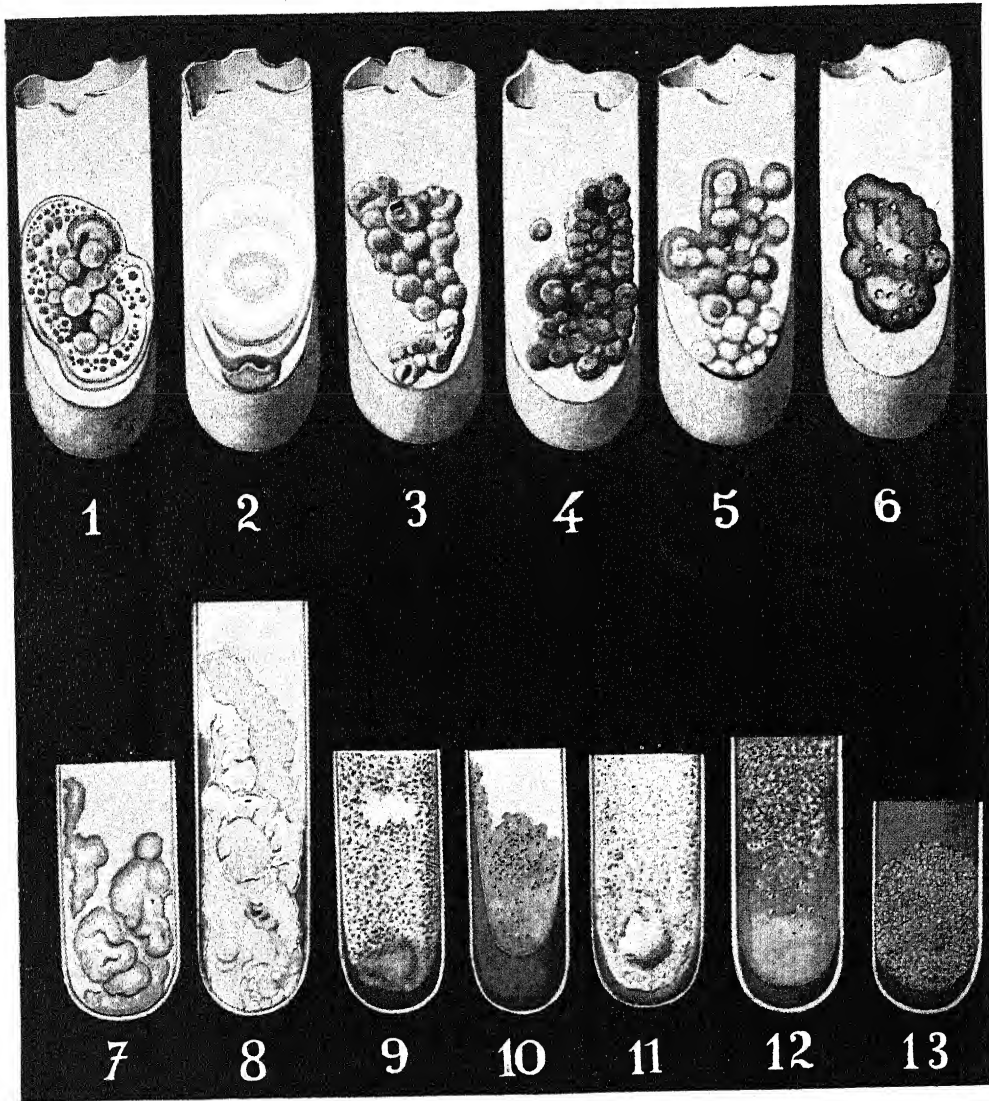


Fig. XLI. — (1, 2) *Ramularia variabilis*.
 — (3-6) *Ramularia Lysimachiae*.
 — (7-13) *Diplocadium minus*.
 Cultures en tubes (gr. nat.).

CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE CYTOLOGIQUE DES MUSCINÉES

Par Jean MOTTE

SOMMAIRE

	Pages.
INTRODUCTION	298
PREMIÈRE PARTIE. — TERMINOLOGIE	300
CHAPITRE PREMIER. — L'individu végétal	302
GAMÉTOPHYTE ET SPOROPHYTE	302
THALLE, AXE ET PHYLLIDIE	302
CELLULE INITIALE, CELLULE APICALE ET CELLULE GÉNÉRATRICE.	303
ANTHÉRIDIE, TISSU SPERMATOGÈNE, SPERMATIDE, SPERMA- TOZOÏDE..	304
ARCHÉGONE ET ŒUF.....	306
PLACENTA, SPOROGONE, PÉDONCULE, URNE, COL, APOPHYSE, SPORANGE.....	306
ARCHESPORIUM, TISSU SPOROGENE, SPOROGENIE, SPORE.....	307
CHAPITRE II. — Les constituants cellulaires	309
PROTOPLASME ET CYTOPLASME	309
LEUCITE, PLASTE ET PLASTIDE.....	309
CHONDRIOME	311
CORPS CENTRAL	313
NUCLÉOLE, PLASMOSOME, CARYOSOME.....	314
DEUXIÈME PARTIE. — TECHNIQUE	315
CHAPITRE PREMIER. — Examen du matériel vivant	317
CHONDRIOME	317
AMIDON	318
VACUOLES	318
SUBSTANCES GRASSES.....	319
CHAPITRE II. — Fixation	320
CHONDRIOME	320
SUBSTANCES GRASSES.....	321

NOYAU.....	322
APPAREIL RÉTICULAIRE INTERNE.....	323
CHAPITRE III. — Inclusion	325
CHAPITRE IV. — Coloration	326
COLORANTS BASIQUES	326
COLORANTS ACIDES	327
HÉMATOXYLINE	328
 TROISIÈME PARTIE. — ÉTUDE CYTOLOGIQUE DES MOUSSES..	330
CHAPITRE PREMIER. — Cellule génératrice de l'axe	331
§ I. HISTORIQUE	331
§ II. RECHERCHES PERSONNELLES	333
1. Matériel vivant.....	333
<i>Mnium punctatum</i>	334
<i>Hypnum fluitans</i>	334
2. Matériel fixé (méthode de REGAUD).....	335
<i>Hypnum fluitans</i>	335
<i>Grimmia crinita</i>	336
<i>Rhynchostegium Megapolitanum</i>	336
3. Matériel fixé (méthode de CHAMPY).....	336
<i>Hypnum fluitans</i>	336
§ III. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.....	337
CHAPITRE II. — Axe	340
§ I. HISTORIQUE	340
§ II. RECHERCHES PERSONNELLES	341
1. Matériel vivant.....	341
2. Matériel fixé (méthode de REGAUD)	341
<i>Hypnum fluitans</i>	342
<i>Rhynchostegium Megapolitanum</i>	342
3. Matériel fixé (méthode de CHAMPY).....	343
<i>Hypnum fluitans</i>	343
§ III. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.....	344
CHAPITRE III. — Phyllidie	347
§ I. HISTORIQUE	347
§ II. RECHERCHES PERSONNELLES	348
1. Matériel vivant.....	348
<i>Mnium punctatum</i>	348
<i>Rhynchostegium Megapolitanum</i>	350
2. Matériel fixé (méthode de REGAUD).....	350
<i>Hypnum fluitans</i>	350
<i>Rhynchostegium Megapolitanum</i>	351
<i>Hylocomium splendens</i>	351
3. Matériel fixé (méthode de CHAMPY).....	352
<i>Hypnum fluitans</i>	352

§ III. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS..... 352

CHAPITRE IV. — Premiers stades de l'anthéridie (jusqu'à la différenciation de l'assise pariétale)..... 356

§ I. HISTORIQUE 356

§ II. RECHERCHES PERSONNELLES 356

1. Matériel vivant..... 357

Mnium spinosum 357

Mnium punctatum 358

2. Matériel fixé (méthode de REGAUD)..... 359

Mnium spinosum 359

Mnium punctatum 360

Mnium affine 361

3. Matériel fixé (méthode de CHAMPY)..... 362

Mnium punctatum 362

Funaria hygrometrica..... 363

§ III. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS..... 363

CHAPITRE V. — Évolution du tissu spermatogène (de la cellule initiale à la spermatide)..... 366

§ I. HISTORIQUE 366

§ II. RECHERCHES PERSONNELLES 368

1. Matériel vivant..... 368

Mnium punctatum 368

2. Matériel fixé (méthode de REGAUD)..... 369

Mnium spinosum 369

Mnium affine 370

Mnium punctatum 371

3. Matériel fixé (méthode de CHAMPY)..... 372

Mnium affine 372

Funaria hygrometrica..... 373

4. Matériel fixé (méthode de BATAILLON)..... 373

Mnium affine 373

§ III. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS..... 375

CHAPITRE VI. — Évolution du tissu spermatogène (transformation de la spermatide en spermatozoïde)..... 384

§ I. HISTORIQUE 384

§ II. RECHERCHES PERSONNELLES 390

1. Matériel vivant..... 390

Mnium punctatum 391

Mnium affine 394

Polytrichum formosum 394

2. Matériel fixé (méthode de REGAUD)..... 395

Mnium spinosum 395

3. Matériel fixé (méthode de CAJÁL)..... 398

Mnium affine 398

§ III. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS..... 399

CHAPITRE VII. — Paraphyse	412
§ I. HISTORIQUE	412
§ II. RECHERCHES PERSONNELLES	413
1. Matériel vivant.....	413
<i>Mnium affine</i>	413
2. Matériel fixé (méthode de REGAUD).....	416
<i>Mnium spinosum</i>	416
3. Matériel fixé (méthode de Champy).....	416
<i>Mnium spinosum</i>	416
§ III. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.....	417
CHAPITRE VIII. — Archégone	420
§ I. HISTORIQUE	420
§ II. RECHERCHES PERSONNELLES	422
1. Matériel vivant.....	422
<i>Hylocomium splendens</i>	422
2. Matériel fixé (méthode de REGAUD).....	422
<i>Hylocomium splendens</i>	422
<i>Funaria hygrometrica</i>	424
3. Matériel fixé (méthode de CHAMPY).....	426
<i>Funaria hygrometrica</i>	426
§ III. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.....	426
CHAPITRE IX. — Sporophyte	429
§ I. HISTORIQUE	429
§ II. RECHERCHES PERSONNELLES	431
1. Matériel vivant.....	431
<i>Funaria hygrometrica</i>	431
<i>Rhynchostegium Megapolitanum</i>	436
2. Matériel fixé (méthode de REGAUD).....	436
<i>Grimmia crinita</i>	436
<i>Bryum caespitium</i>	439
<i>Funaria hygrometrica</i>	439
3. Matériel fixé (méthode de BATAILLON).....	441
<i>Funaria hygrometrica</i>	441
§ III. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.....	442
QUATRIÈME PARTIE. — ÉTUDE CYTOLOGIQUE DES HÉPATIQUES	448
CHAPITRE PREMIER. — Spermatogenèse et spermatozoïde	449
§ I. HISTORIQUE	449
§ II. RECHERCHES PERSONNELLES	458
1. Matériel fixé (méthode de REGAUD).....	458
<i>Marchantia polymorpha</i>	458
<i>Fegatella conica</i>	459
<i>Pellia Fabroniana</i>	461
2. Matériel fixé (méthode de BATAILLON).....	463

<i>Fegatella conica</i>	463
3. Matériel fixé (méthode de CHAMPY).....	464
<i>Fegatella conica</i>	464
<i>Pellia Fabroniana</i>	464
§ III. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.....	466
CHAPITRE II. — Ovogenèse et œuf.....	475
§ I. HISTORIQUE	475
§ II. RECHERCHES PERSONNELLES	478
1. Matériel vivant.....	478
<i>Marchantia polymorpha</i>	478
2. Matériel fixé (méthode de REGAUD).....	479
<i>Lunularia cruciata</i>	479
<i>Marchantia polymorpha</i>	480
3. Matériel fixé (méthode de BATAILLON).....	481
<i>Lunularia cruciata</i>	481
4. Matériel fixé (méthode de CHAMPY).....	481
<i>Lunularia cruciata</i>	481
<i>Marchantia polymorpha</i>	482
§ III. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.....	483
CHAPITRE III. — Sporogenèse et spore.....	487
§ I. HISTORIQUE	487
§ II. RECHERCHES PERSONNELLES	493
1. Matériel fixé (méthode de REGAUD).....	494
<i>Pellia Fabroniana</i>	494
<i>Anthoceros lævis</i>	498
2. Matériel fixé (méthode de CHAMPY).....	498
<i>Pellia Fabroniana</i>	498
<i>Anthoceros lævis</i>	500
§ III. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.....	500
CINQUIÈME PARTIE. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.....	503
§ I. CHONDRIOME	503
§ II. VACUOME.....	512
§ III. CORPS GRAS ET ESSENCES.....	518
§ IV. NOYAU.....	521
§ V. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	524
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....	528
EXPLICATION DES PLANCHES.....	538

INTRODUCTION

Les recherches cytologiques dont les Muscinées furent l'objet sont nombreuses mais souvent contradictoires, et, sur divers points, les divergences d'opinions qui se manifestent accusent formellement l'insuffisance de certains travaux. La question si controversée de la présence d'un corps central, celle de la persistance des chloroplastes durant tout le développement de l'individu, nécessitaient une révision et une mise au point. Le moment paraît venu de réaliser l'une et l'autre.

La difficulté du sujet explique, il est vrai, dans une certaine mesure, l'inexactitude des résultats : l'exiguïté des cellules, l'impossibilité où l'on se trouve de provoquer expérimentalement les stades critiques dont l'étude est la plus féconde, la brièveté de l'évolution de ces mêmes stades, justifient ou du moins excusent les erreurs commises. La sagacité des chercheurs n'est pas en cause ; ils firent ce qu'il était possible de faire, chacun en son temps, et selon les moyens dont ils disposaient.

Il serait donc au moins téméraire, et sans doute inutile, de recommencer des recherches depuis si longtemps entreprises, si des procédés techniques nouveaux ne laissaient entrevoir la possibilité de mieux connaître certains détails. L'aspect d'un objet change avec le point de vue duquel on l'examine ; aussi peut-on espérer jeter un jour nouveau sur des faits déjà connus et en donner une interprétation plus exacte. C'est là ce que je me suis proposé.

J'ai fait précéder chaque chapitre d'une analyse exacte des travaux publiés sur le même sujet, et je crois n'en avoir oublié aucun qui soit d'importance. Ainsi, le lecteur ayant à chaque instant sous les yeux les différentes manières de penser sur ces objets pourra porter plus aisément un jugement solide sur la mienne.

On ne trouvera pas cependant de citations littérales. Il m'a paru que leur présence alourdirait inutilement le texte, et je les ai évitées. Ainsi le lecteur au courant de la question ne sera pas à chaque instant arrêté par un amoncellement de textes qui lui sont familiers, mais l'indication en notes des pages analysées lui permettra de retrouver commodément ceux qui seraient nouveaux pour lui.

En ce qui concerne mes propres recherches, je me suis attaché à l'examen précis des faits. C'est eux et eux seuls que j'ai désiré mettre en lumière. Je me suis efforcé d'y réussir, et, si je me suis risqué à en interpréter certains, je l'ai fait sans y attacher une importance excessive. Je pense qu'une interprétation n'a de valeur qu'autant qu'elle paraît s'imposer et, en quelque sorte, jaillir du fait lui-même. En dehors de ce cas, où elle apparaît comme la suite logique et le corollaire obligé de l'observation, on ne peut la considérer que comme une simple hypothèse de travail, dont le sort à peu près certain est de disparaître pour faire place à une autre. De ce point de vue, le temps est le meilleur des critiques. Il serait sans doute excessif d'espérer qu'il respectera tout entières les conclusions de ce travail. Ce me sera du moins une satisfaction suffisante s'il reste quelque chose des faits qui m'y ont conduit.

PREMIÈRE PARTIE

TERMINOLOGIE

Avant d'entreprendre la description des faits observés, il me paraît utile de préciser le sens de certains mots. Ce faisant, j'ai simplement en vue d'être exactement compris. Il ne s'agit donc pas pour moi de critiquer les termes en usage, mais de choisir parmi eux les plus aptes à me servir. Je demande au lecteur de les accepter pendant la lecture de ce travail avec la valeur que j'indique, quitte à les rejeter par la suite, ce à quoi je ne vois aucun inconvénient personnel.

La création de mots nouveaux a été rarement nécessaire. Lorsque j'y ai été contraint, j'ai essayé de les choisir simples, clairs et exactement appropriés à l'usage que je désirais en faire. Plus fréquemment, il a fallu réduire un vocabulaire trop chargé. Souvent, en effet, plusieurs noms furent donnés au même objet. Souvent aussi, le baptême fut imposé à des faits illusoires. Il en est résulté une terminologie assez confuse, où je me suis efforcé d'apporter quelque clarté.

Au cours des recherches bibliographiques que j'ai poursuivies, j'ai examiné avec le plus grand soin la valeur initiale des mots, et j'ai tâché d'en faire un choix judicieux. J'ai généralement préféré le terme le plus ancien. Cependant j'ai quelquefois adopté le plus simple, le plus commode, le plus clair, ou plus simplement celui qu'un long usage a consacré. Je me suis efforcé, dans tous les cas, de faire correspondre des noms identiques à des objets identiques et des noms différents à des objets différents.

J'ai donné dans ce chapitre la moindre place à l'historique des faits en cause, et j'ai réduit au minimum leur exposé critique et leur discussion. Je me suis contenté de noter parmi les ouvrages publiés ceux qui précisaient le sens d'un mot.

Mais, le plus souvent, la création d'un terme nouveau correspond à la naissance ou tout au moins à l'épanouissement d'une idée. La conception d'ensemble d'un fait est presque toujours contemporaine du moment où il fut nommé. Ainsi se trouvent marquées les grandes étapes d'investigations souvent fort longues dont le détail aurait été fastidieux. Au surplus, le lecteur curieux de les mieux connaître trouvera dans les ouvrages cités des indications qui lui permettront de réaliser une bibliographie plus complète.

CHAPITRE PREMIER.

L'individu végétal.

GAMÉTOPHYTE ET SPOROPHYTE. — L'individu végétal des Muscinées se démembre plus aisément encore qu'ailleurs en deux tronçons dérivant l'un de l'autre et se succédant cycliquement dans le temps selon un rythme périodique. Ces deux tronçons, morphologiquement différents, réalisent deux générations régulièrement alternantes dont l'une, issue de la spore, aboutit à l'œuf, tandis que l'autre, issue de l'œuf, aboutit à la spore. Des noms divers, quelquefois basés sur des homologues discutables, ont été proposés pour les désigner. J'ai retenu ceux dont la valeur très générale permettait une application plus vaste et, partant, une simplification de la terminologie. Le *sporophyte* (DE BARY [1884]) a pour point de départ l'œuf fécondé et aboutit à la spore (1) ; le *gamétophyte* (BOWER [1890]) a pour point de départ la spore et aboutit à la formation des gamètes (2).

THALLE, AXE ET PHYLLIDIE. — Le gamétophyte est constitué par un *thalle* (3) plagiotrope ou orthotrope, tantôt plus ou moins découpé, tantôt différencié en un axe portant des expansions latérales disposées symétriquement. L'ensemble réalisé dans ce dernier cas a bien souvent reçu le nom de plante feuillée. La plupart des ouvrages traitant des Mousses parlent volontiers de leur tige et de leurs feuilles. Cependant, dès 1827, DE CANDOLLE souligne la dissemblance existant

(1) P. 131.

(2) P. 349.

(3) Ce terme, créé par ACHARIUS [1803], à propos des Lichens, désigne le « corps même » de ces végétaux (p. 7), sans racines, tiges, ni feuilles différenciées, mais formé comme par la coalescence de ces divers organes en un même massif cellulaire (p. 8).

entre ces feuilles et celles des autres végétaux (1). HORNSCHUCH [1840] les distingue (2) sous le nom de *phyllidia*, suggéré par VON MARTIUS (3), et MORREN [1841, c] insiste sur l'intérêt qu'il y aurait à reprendre ce terme, qu'il traduit par *phyllidie* (4). J'adopterai dans ce qui va suivre cette désignation, qui a l'avantage de ne prêter à aucune confusion.

CELLULE INITIALE, CELLULE APICALE ET CELLULE GÉNÉRATRICE. — HANSTEIN [1868] paraît seul avoir cherché à définir la cellule apicale (*Scheitelzelle*) (5). Il en donne malheureusement une définition inexacte correspondant plutôt à une génératrice. Ces deux mots, souvent confondus, ne sont pas synonymes, et j'ai déjà insisté [1927] sur le sens précis qu'il convient de leur attribuer (6).

La *cellule initiale* d'un organe, définie par sa position dans le temps (*initium*, commencement), est la cellule de laquelle dérive cet organe. La *phyllidie*, l'anthéridie des Mousses ont leur origine dans une cellule unique, qui est leur cellule initiale. Dans certains cas cependant, plusieurs cellules initiales sont groupées en une masse commune. Il y a plusieurs initiales spermatogènes, et généralement un très grand nombre d'initiales sporogènes formant l'archesporium.

La *cellule apicale* d'un organe, définie par sa position dans l'espace (*apex*, sommet), est la cellule située à l'extrémité d'un organe, qu'il soit ou non en voie de croissance. L'axe, la *phyllidie* possèdent une cellule apicale.

La *cellule génératrice*, enfin, définie par sa fonction (*generare*, engendrer), est celle qui, par des divisions répétées, donne les cellules constituant l'organe. La cellule apicale de l'axe est aussi génératrice. La cellule initiale de l'anthéridie

(1) T. I, p. 374.

(2) P. 2.

(3) Il m'a été impossible de retrouver la définition proposée par VON MARTIUS pour la *phyllidie*. On peut cependant noter dans son *Conspectus* [1835] une indication de son sentiment à cet égard. Il y divise (p. X) les *plantæ ananthæ* en *Thalloideæ*, *Phyllidiophoræ* et *Phyllophoræ*. Ces dernières sont pour l'auteur des plantes *mit Gefäßblättern* (p. 3), tandis que les *Phyllidiophoræ* sont *zellblättrige* (p. 2).

(4) P. 230.

(5) P. 1.

(6) P. 192.

se divise et, durant quelques générations cellulaires, est à la fois génératrice et apicale. Enfin, dans certains cas (Hépatiques), il peut y avoir un groupe de cellules génératrices fonctionnant synchroniquement.

ANTHÉRIDIE, TISSU SPERMATOGÈNE, SPERMATIDE, SPERMATOZOÏDE. — HEDWIG, ayant pressenti le rôle fécondant de l'anthéridie, lui donna [1784] le nom d'anthère (1), l'homologuant ainsi aux organes végétaux considérés alors comme mâles. Cette homologie fut d'ailleurs bientôt battue en brèche, et, lorsque le contenu anthéridien fut mieux connu, il parut impossible de conserver ce nom. En 1835, BISCHOFF en modifie la désinence, créant le terme *anthéridie* (2), qui fut adopté de façon définitive et unanime.

Il n'en fut pas de même en ce qui concerne le gamète mâle. L'élément fécondant mobile connu depuis 1677 chez les animaux ne fut retrouvé chez les végétaux qu'en 1747 par SCHMIDEL. La description qu'il en donna chez *Fossombronia pusilla* (3) laisse, il est vrai, supposer qu'il avait vu des débris plasmatiques ou amylacés animés du mouvement brownien ; mais son observation chez *Fossombronia pinguis* (4), quoique bien sommairement décrite, paraît correspondre à ce que vit quelques années plus tard HEDWIG [1782].

Cet auteur décrivit chez diverses espèces (5) l'évacuation du contenu de l'anthéridie suivie de la mise en liberté d'éléments mobiles égaux en taille, mais, quoiqu'il envisage (6) la possibilité d'une homologie entre ces corpuscules et les « animalcules spermatiques » découverts par HAMM, il hésite à l'affirmer et reste à cet égard sur une prudente réserve.

Quarante ans après, NEES von ESENBECK [1822] retrouve des éléments analogues chez *Sphagnum capillifolium* et en donne les premières figures. Mais, bien que cela lui paraisse assez légitime, il n'ose attribuer d'une façon formelle à ces

(1) P. 64, 145, 146, etc.

(2) P. 927.

(3) P. 85.

(4) P. 138.

(5) Pars I, p. 59, 64.

(6) Pars, I, p. 60.

Monaden la valeur de *Saamenthierchen* pareils à ceux du sperme animal (1).

UNGER [1834] va plus loin et range les spermatozoïdes de *Sphagnum* dans le genre *Spirillum* (2), malgré l'opinion de WERNECK qui les rapproche des animalcules spermatiques (3).

W. P. SCHIMPER lui-même [1848], bien qu'il reconnaisse et affirme que ces corpuscules spermatiques sont intimement liés à la fécondation (4), hésite néanmoins à leur accorder la valeur précise d'organes mâles et réserve son opinion (5).

La même prudence se manifeste au sein de l'Académie des Sciences de Paris. Cette société ayant proposé, en 1847, comme sujet de concours « l'étude des mouvements des corps reproducteurs ou spores des Algues zoosporées, et des corps renfermés dans les anthéridies des Cryptogames tels que Charas, Mousses, Hépatiques et Fucacées », reçut trois mémoires, dont l'un, signé par DERBÈS et SOLIER, désignait les corps renfermés dans les anthéridies sous le nom de spermatozoïdes.

La Commission (MM. BRONGNIART, DECAISNE, RICHARD, GAUDICHAUD, DE JUSSIEU) critiqua l'emploi de ce terme à cause de son sens trop particulier, et, après la lecture du rapport, plusieurs académiciens ne consentirent à l'impresion du mémoire aux frais de l'Académie qu'à la condition que le mot malencontreux en serait éliminé (6). DERBÈS et SOLIER [1850] y consentirent volontiers et proposèrent le terme *anthérozoïde* (7).

A l'heure actuelle, l'homologie fonctionnelle des éléments mâles animaux et végétaux n'étant plus discutable, il paraît légitime, pour ne pas compliquer un vocabulaire déjà surchargé, d'attribuer à des éléments analogues des noms identiques, et de revenir au terme d'abord employé par DERBÈS et SOLIER.

Il est dès lors tout indiqué, comme le fit SHAW dès 1898,

(1) P. 36.

(2) P. 148.

(3) *Ibid.*, p. 152.

(4) P. 55.

(5) P. 56.

(6) DE JUSSIEU [1849], p. 368, en note.

(7) P. 262-263.

de nommer *spermatide* (1) la cellule spermatogène de dernière génération donnant par simple transformation le spermatozoïde. Mais l'homologie ne saurait être poussée plus loin. Rien ne justifie les noms de spermatocyte et de spermatogonie adoptés par SHAW dans son mémoire (2). Aucune réduction chromatique n'a lieu dans l'anthéridie. Par contre, la masse centrale de l'anthéridie, formée de cellules toutes identiques, réalise un véritable tissu. Je le désignerai sous le nom de *tissu spermatogène*. Il dérive d'un nombre plus ou moins grand de cellules initiales, qui sont les *cellules initiales spermatogènes*.

ARCHÉGONE ET ŒUF. — On trouvera dans le travail de HY [1884] une juste critique de la valeur du mot archégone (3). Ce terme qui désignait pour son auteur (BISCHOFF [1835]) le *primordium fructus* (4), « le commencement du fruit, là où il se montre chez les végétaux cryptogames comme une partie nettement distincte » (5), a complètement perdu depuis lors son sens originel. Peut-être eût-il mieux valu préférer le nom de « pistillidie » employé par THURET [1851] pour désigner le même organe (6). Il réalisait exactement ce « terme plus général correspondant à celui d'anthéridie » dont HY [1884] regrettait l'absence (7). Toutefois, il ne paraît pas aujourd'hui nécessaire d'abandonner le mot *archégone*, dont le sens est actuellement bien précis.

Pour les raisons indiquées plus haut, et en raison d'homologies évidentes, je nommerai *œuf* et non pas oosphère la cellule femelle destinée à être fécondée.

PLACENTA, SPOROGONE, PÉDONCULE, URNE, COL, APOPHYSE, SPORANGE. — Le sporophyte des Muscinées, issu de l'œuf fécondé, ne se libère jamais du gamétophyte. Il y

(1) P. 177, en note.

(2) P. 183.

(3) P. 108 et seq.

(4) P. 920.

(5) *Id.* [1853], p. 235.

(6) P. 27.

(7) P. 110.

demeure fixé durant son évolution tout entière par un massif cellulaire plongeant dans les tissus de la plante-mère et que je nommerai *placenta* à cause de son rôle physiologique. Ce placenta est plus ou moins développé. Il peut manquer en tant qu'organe différencié lorsque le sporophyte, entièrement plongé dans les tissus du gamétophyte, est en contact avec eux par toute sa surface. Lorsqu'il existe, il se prolonge par un *pédoncule* (1) portant à son extrémité le *sporangé*. L'ensemble réalisé par ces deux derniers organes est précisément le *sporogone* décrit par SACHS [1874] (2) ; et, si l'on accepte ce terme dans le sens littéral proposé par son auteur, le sporophyte comprendra un placenta et un sporogone formé lui-même d'un pédoncule et d'un sporangé.

Chez les Mousses, le pédoncule s'élargit à son sommet et forme un cône à base supérieure portant le sporangé. C'est le *col* (SCHIMPER [1848]) caractérisé par la présence de stomates (3), et souvent renflé en une *apophyse* (HEDWIG [1782]) (4) plus ou moins saillante.

Le sporangé et le col (ou l'apophyse) constituent l'*urne* (TOURNEFORT [1694]) (5).

ARCHESPORIUM, TISSU SPOROGENE, SPOROGONIES, SPOROCYTES, SPORES. — Sitôt après sa formation, le sporangé différencie une ou plusieurs cellules qui, après un nombre variable de divisions, donnent les spores. Ces cellules sont, par définition, les *initiales sporogènes*. Leur ensemble, nommé *archesporium* par GEBEL [1880] (6), réalise un massif cellulaire de forme quelconque pouvant se réduire à un seul élément (7). L'*archesporium* s'accroît rapidement par division des cellules qui le constituent et donne un *tissu sporogène* dont les éléments constitutifs sont les *cellules sporogènes* ou *sporogonies*. La dernière génération sporogène subit, au

(1) J'utilise ce nom (BRIDEL [1826]) applicable à la fois aux Hépatiques et aux Mousses de préférence à *soie*, qui ne convient qu'à ce dernier groupe.

(2) P. 437.

(3) Pars II, p. 59.

(4) P. 10.

(5) T. I, p. 439.

(6) Col. 545.

(7) Chez le genre *Archidium*.

cours de deux divisions presque simultanées, une réduction chromatique. Aucune cellule ne s'individualisant avant que les deux caryocinèses ne soient achevées, on ne peut décrire deux générations cellulaires préméiotiques analogues aux deux générations de spermatocytes ou d'ovocytes décrites chez les animaux. Mais rien ne s'oppose à ce que le nom de *sporocyte* soit attribué, comme le propose WILSON [1925] (1), à la sporogonie de dernière génération, aux dépens de laquelle vont se former les *spores*.

(1) P. 387.

CHAPITRE II.

Les constituants cellulaires.

PROTOPLASME ET CYTOPLASME. — Je distinguerai ces deux termes trop souvent employés comme synonymes. Le *cytoplasme*, correspondant à la *cell-substance* de HARDY [1899] (1), désigne le contenu cellulaire tout entier à l'exception du noyau. Le *protoplasme*, défini par APATHY [1891], est une substance molle et plastique s'insinuant entre les autres éléments cellulaires qui lui imposent sa disposition (2). Il faut toutefois noter que ces définitions ont une valeur purement morphologique et ne sauraient être acceptées autrement.

LEUCITES, PLASTES ET PLASTIDES (3). — A. F. W. SCHIMPER [1880] précisa le premier les liens de parenté qui unissent les *Stärkebildner* et les *Chlorophyllkörner* (4). Cependant, malgré l'identité reconnue de ces deux éléments, deux années passèrent sans qu'on songeât à unifier leur dénomination. Mais l'année 1882 vit la création presque simultanée de tous les termes actuellement en cause.

Dans les tout premiers jours de cette année 1882, VAN TIEGHEM publia le quatrième fascicule de son traité de botanique (5). Il y proposait de distinguer sous le nom de

(1) P. 159, en note.

(2) P. 87.

(3) L'erreur chronologique commise par EMBERGER ([1921], p. 10, en note) et, tout récemment encore, par COMBES ([1927], p. 130), m'a paru nécessiter une mise au point historique très complète. C'est là la raison pour laquelle je me suis étendu davantage sur le présent exposé.

Col. 886.

(5) Ce traité fut publié de 1880 à 1884 en 9 fascicules de 10 feuilles chacun. Le fascicule 4 va de la page 481 à la page 624. Il parut dans les premiers jours de janvier 1882. L'auteur en fit hommage à la Société Botanique de France au cours de la séance du 13 janvier (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. XXIX, p. 2, Paris, 1882).

leucites (1) les corps blancs ou plutôt incolores, différenciés au sein du protoplasme, et pouvant, dans certains cas, se colorer de façons diverses (2). Parmi eux, les *leucites actifs* répondaient aux formations décrites par SCHIMPER, tandis que les *leucites passifs* correspondaient aux grains d'aleurone.

Le 27 mai 1882 (3), ERRERA, dans sa thèse d'agrégation, désigne ces leucites actifs sous le nom d'*amyloplastés*, qui lui paraît préférable. C'est en effet la traduction exacte du mot *Stärkebildner*, et l'auteur la propose avec l'assentiment de SCHIMPER (4).

Cependant, dans une note datée d'octobre 1882, A.-F. W. SCHIMPER ne fait aucune mention de cette terminologie, à laquelle pourtant il avait consenti, et en crée une nouvelle. Les *Stärkebildner* deviennent des *Leukoplastiden*, les *Chlorophyllkörner* des *Chloroplastiden*, et les *Farbkörper* des *Chromoplastiden* (5). Tous ces éléments, en raison de leurs étroites relations génétiques, sont groupés sous le nom de *Plastiden* (6).

L'auteur n'ignore pas que HÆCKEL groupa d'abord sous cette désignation les cytodes et les cellules. Mais cette distinction entre cytodes et cellules est insoutenable et ne fut jamais admise par les botanistes. Il se croit donc autorisé à reprendre ce mot avec un autre sens. Il l'abandonne d'ailleurs trois ans après [1885a (7) et 1885b (8)] pour se rallier à la terminologie proposée par STRASBURGER en 1884.

MEYER, dans une note datée du mois de novembre 1882, donne un bref résumé d'un mémoire rédigé depuis plusieurs mois et dont diverses circonstances avaient retardé la parution (9). Il y exposait des faits analogues, et il y nommait les *Leukophyllkörner* « *Anaplasten* », les *Chlorophyllkörner* « *Autoplasten* » et les *Farbkörper* « *Chromoplasten* ». En raison de leur

(1) P. 486.

(2) P. 487.

(3) Date de l'imprimatur.

(4) P. 74, en note.

(5) P. 176.

(6) P. 175.

(7) P. 2, en note.

(8) P. 340.

(9) P. 314.

parenté indiscutable, il désigne ces trois formations sous le nom collectif de *Trophoplasten* (1).

En 1884, STRASBURGER n'apporte aucun fait nouveau ; mais, combinant les préfixes de SCHIMPER et le suffixe de MEYER, il crée une terminologie nouvelle et groupe sous le nom de *Chromatophoren* les *Leukoplasten*, les *Chloroplasten* et les *Chromoplasten* (2).

Enfin, en 1904, PRENANT, BOUIN et MAILLARD employèrent pour la première fois le mot *plaste*, non plus comme un suffixe, mais comme un terme explicitement synonyme de plastide et de leucite (3). Malheureusement appliqué aussi aux granules de la cellule animale (4), il eut, en raison même de l'incertitude qui pesait sur l'identité de ces formations, une signification indécise.

Le choix entre ces synonymes est assez malaisé. A s'en tenir à une stricte priorité, on devrait adopter « leucite » et ses dérivés. Ce terme, abandonné à tort, n'a que le défaut — en admettant que cela en soit un — de réaliser une terminologie uniquement botanique. Ce même défaut se retrouve dans la famille de termes créée postérieurement par SCHIMPER. Le terme *plaste*, impliquant d'ailleurs le terme amyloplaste dont il dérive et auquel on ne peut refuser une évidente priorité, paraît plus satisfaisant. Synonyme de *leucite* et de *plastide* de l'aveu même de ses auteurs, il ne peut y avoir que des avantages à l'utiliser dans le domaine botanique, où il retrouve sa valeur propre. Mais il est nécessaire, avant d'exprimer une opinion formelle, d'examiner en détail les relations qui existent entre les leucites ou plastes et le chondriome.

CHONDRIOME. — On trouvera, dans la thèse de doctorat d'EMBERGER [1921] et dans le travail plus récent de GUILLIERMOND et MANGENOT [1926], une excellente mise au point historique de la question du chondriome végétal.

(1) P. 314.

(2) P. 67.

(3) T. I, p. 69 et 70.

(4) P. 70.

Je crois donc inutile de répéter en détail cet exposé. J'en retiendrai simplement le fait essentiel, à savoir que les théories nombreuses suscitées par l'étude cytologique des végétaux chlorophylliens se groupent aisément en deux catégories. Les unes admettent une relation génétique entre les chondriosomes et les plastes ; les autres considèrent ces organites comme entièrement indépendants les uns des autres.

Ce n'est ici ni le lieu ni le moment de discuter la valeur des opinions en présence. Je désire seulement noter ce qui, dans le présent travail, est de nature à appuyer l'une ou l'autre de ces deux théories.

On n'ignore pas que les Muscinées ont été considérées depuis les travaux de SCHERRER [1913, 1914] et de SAPHIN [1911, 1913a, 1913b] comme le groupe « champion » de l'indépendance des plastes. Pour l'un et pour l'autre de ces auteurs, les plastes se transmettent de cellule à cellule sans revenir à l'état de chondriosomes, et c'est là un des arguments les plus décisifs invoqués en faveur de leur individualité.

On trouvera dans les conclusions de cet ouvrage l'exposé et la discussion de mes propres recherches. Je rappellerai simplement ici qu'à certains stades critiques de l'évolution cytologique des Mousses il est impossible de faire le départ entre les chondriosomes « actifs » et les chondriosomes « inactifs ». Bien plus, les uns et les autres peuvent se fusionner en une masse commune homogène, dans laquelle aucune diversité de substance ne peut être reconnue. Il est donc difficile de ne pas admettre chez les Muscinées une relation génétique entre les chondriosomes et les formations appelées *leucites* ou *plastés*. Ainsi le groupe réalisé ici rentre dans le cadre général, et celui-ci s'élargit davantage du fait que plus rien n'indique chez les végétaux de séparation formelle entre les *leucites* ou *plastés* et les chondriosomes. Il n'y a pas, chez les végétaux, deux séries mitochondriales dont l'une serait absente chez les animaux. Il y a simplement une différenciation partielle, mais très poussée, d'un chondriome fondamentalement homogène.

Cette notion d'une dérivation des leucites à partir des mitochondries n'est pas nouvelle. Dès 1902, VAN TIEGHEM

l'avait pressentie (1), et ce serait une raison de plus pour adopter le mot dont il est l'auteur, s'il n'existait pas dans la cellule animale des formations analogues qu'un même nom doit désigner. A l'heure actuelle, il est vrai, ces formations se réduisent à peu de choses. Seuls, les grains à coque mitochondriale décrits par NOËL [1923] dans la cellule hépatique (2) paraissent avoir, *mutatis mutandis*, une évolution analogue. Leur rôle demeure malheureusement obscur. Les grains sidérophiles décrits par le même auteur (3) ont une destinée plus précise ; mais leur production, expérimentalement réalisée, paraît être un fait sinon anormal, du moins paranormal, correspondant plutôt à une hypertrophie qu'à une modification sécrétoire. Quoi qu'il en soit, le fait du « grain à coque » existe. Chez lui comme chez le plaste végétal, « il semble y avoir même évolution morphologique et même signification fonctionnelle ». Aussi, et tant qu'une interprétation nouvelle ne se sera pas fait jour à propos de ces grains, je conserverai le mot plaste, qui, au sens de NOËL (4), convient seul à la fois à ces formations et à celles de la cellule végétale. Ce sera, si l'on veut, dans tous les cas et quel qu'en soit l'aspect, le résultat d'une différenciation fonctionnelle portant sur un ensemble mitochondrial primitivement homogène, mais capable de fournir, selon les circonstances, l'élément physiologiquement adapté au rôle qu'il a à remplir.

Il sera temps plus tard, si l'opinion des zoologistes évolue à cet égard, de réserver le nom de plaste aux formations végétales, ou de l'abandonner pour reprendre, avec la même signification, le terme plus ancien de leucite.

CORPS CENTRAL. — Certains auteurs désignent les corpuscules situés dans la cellule végétale, aux pôles du fuseau cinétique, sous le nom de *centrosome*. D'autres emploient plus volontiers le terme *centriole* (5). N'ayant jamais vu chez les Muscinées de corps différencié au niveau des extrémités

(1) V. BOUYGUES [1924], p. 144.

(2) P. 41.

(3) P. 31, 89, etc.

(4) P. 54.

(5) On trouvera dans le travail de MEVES [1918] un exposé critique très

fusoriales, il m'est impossible de prendre position dans le débat. Aussi, pour plus d'exactitude, et afin d'éviter des confusions fâcheuses, ai-je adopté le terme de *corps central*, qui, selon E.-B. WILSON [1925], laisse ouverte la question d'une homologie précise dans chaque cas particulier (1).

NUCLÉOLES, PLASMOSOME, CARYOSOME. — On confond encore fréquemment sous le nom de *nucléoles* des corpuscules réfringents, généralement arrondis, présents dans le noyau. Bien que l'accord soit loin d'être réalisé à ce sujet, il est cependant possible de les distinguer en deux catégories, selon qu'ils prennent les colorants acides ou les colorants basiques. OGATA [1883], qui mit en évidence cette différence de coloration dans les cellules pancréatiques de Batraciens, proposa de nommer les premiers *plasmosomes* et les seconds *caryosomes* (2). J'adopterai cette désignation plus précise, bien que, dans certains cas, les variations de chromaticité qui se manifestent chez ces éléments laissent supposer entre eux une distinction moins absolue.

complet de la question (p. 300-307). J'ai cru sans intérêt d'y revenir ici.

(1) P. 30.

(2) P. 414.

DEUXIEME PARTIE

TECHNIQUE

Si l'examen du matériel vivant était constamment possible, ce serait la technique de choix dans les recherches cytologiques. Il n'en est malheureusement pas ainsi, et, le plus souvent, il est nécessaire d'avoir recours à des procédés de coloration ou de fixation dont le choix n'est pas toujours aisé.

Une cellule donnée étant constituée par des éléments chimiquement différents n'est pas justiciable d'une méthode unique. Un fixateur excellent à l'égard d'un constituant cellulaire donnera des résultats médiocres en ce qui concerne un autre constituant dont la structure moléculaire sera différente. En d'autres termes, pour réaliser une étude parfaite, chaque élément cellulaire devrait, à chaque instant, être spécifiquement traité par un fixateur approprié, ce qui est manifestement irréalisable. On doit donc s'en tenir à une approximation, d'ailleurs généralement suffisante, et admettre pour la cellule végétale une structure moyenne grossièrement réduite à quelques éléments fondamentaux de composition chimique analogue : substances protoplasmiques, substances nucléaires, substances grasses et vacuoles. A ces dernières devront être ajoutés les éléments argentophiles, qui n'en sont à tout le moins qu'une variété et que l'on rapproche ordinairement de l'appareil de Golgi de la cellule animale.

Étant admis que chacun de ces constituants cellulaires nécessite une méthode spécifique, il en résulte que la connaissance parfaite d'une cellule exige l'emploi simultané de quatre catégories de fixateurs, chacune appropriée à un but déterminé.

D'autre part, les résultats obtenus chez des cellules dif-

férentes et, à plus forte raison, chez des individus différents, ne seront comparables que s'ils sont fournis par des méthodes identiques. L'étude d'un groupe nécessitera donc l'emploi constant d'une méthode définie, ou, pour mieux dire, d'un groupe de méthodes appliqué dans son ensemble et en totalité.

Le premier travail que je me suis imposé a donc été le choix de quatre procédés techniques correspondant à chacun des constituants de la cellule végétale. J'ai appliqué systématiquement les divers procédés dont j'ai eu connaissance, et j'ai retenu dans chaque catégorie celui qui m'a paru donner les meilleurs résultats. C'est cet ensemble, réalisant une méthode de valeur très complète, que j'ai couramment appliqué au cours de ce travail. Je n'ai d'ailleurs considéré les résultats ainsi obtenus que comme une vérification et une confirmation de ceux que donne l'examen vital lorsqu'il est possible. Leur concordance, constante en pareil cas, légitime, par ailleurs, la valeur des observations réalisées sur du matériel fixé lorsque l'étude du matériel vivant est impossible.

CHAPITRE PREMIER.

Examen du matériel vivant.

Lorsque les organes sont normalement transparents, ce qui est la plupart du temps le cas chez les Mousses, il est naturel de les examiner sans autre artifice de préparation. Déposés dans l'eau (1), pour éviter la dessiccation et pour réaliser un milieu plus réfringent, ils gardent pendant un assez long temps leur vitalité et se prêtent à un examen suffisant.

C'était la seule méthode utilisée par les premiers bryologues. Elle est encore excellente. Mais les organes opaques se prêtent mal à un pareil examen. Il est en effet nécessaire, en pareil cas, de dilacérer l'objet ou d'y pratiquer des coupes, et la désorganisation cellulaire qui en résulte n'en permet pas alors une étude sérieuse. J'indiquerai en temps voulu les procédés spéciaux qui, dans certains cas, m'ont permis de tourner la difficulté.

Dans tous les cas, l'emploi de colorants vitaux est avantageux. Ces colorants, à des dilutions faibles, respectent pour un temps la vitalité de la cellule, et, en se fixant sur certains de ses constituants, les mettent en évidence avec une netteté que leur indice de réfraction, presque égal à celui des éléments environnants, ne laissait pas soupçonner.

CHONDRIOME. — Le *vert Janus* préconisé par LAGUESSE [1912] dans le cas du chondriome animal à cause de son

(1) L'eau distillée commerciale m'a généralement donné de mauvais résultats. Elle est toujours impure, mal aérée, chargée de sels métalliques et souvent même de substances organiques. Je lui ai préféré l'eau de pluie (examen des spermatozoïdes), l'eau de source, et même, dans certains cas (Mousses aquatiques), l'eau de rivière préalablement filtrée.

électivité toute particulière pour les chondriosomes (1), fut transporté dans le domaine végétal par GUILLIERMOND en 1923. Sous condition d'employer du vert Janus de Hoescht (2), et en tenant compte de l'inconstance de cette technique (3), qui déforme les chondriosomes et tue rapidement la cellule (4), on peut réaliser quelques observations d'un certain intérêt. Dans tous les cas, ce colorant, employé en solution aqueuse à 1 p. 2 000, est le seul qui, chez les Mousses, m'ait fourni quelques résultats positifs.

AMIDON. — L'iode, utilisée de tout temps comme réactif de l'amidon, en est encore le meilleur témoin. La liqueur iodo-iodurée est d'un emploi facile. Malheureusement, elle tue la cellule et en dénature dans une certaine mesure le cytoplasme. Il est bon d'en suivre l'action progressive en faisant arriver le réactif peu à peu au contact de l'objet soumis à l'examen. Sous cette réserve, on peut l'utiliser pour mettre en évidence, outre l'amidon, le noyau et les plastes, dont la couleur brune tranche sur la teinte plus claire du protoplasme environnant.

VACUOLES. — Le rouge neutre à 1 p. 5 000 imprègne généralement les vacuoles. Certaines cependant se montrent réfractaires à son action. D'une façon générale, les cellules génératrices et les cellules embryonnaires qui en dérivent immédiatement n'absorbent pas le colorant. Plus tard, dans les cellules plus âgées constituant les organes adultes (phyllidie, paraphyse, etc.), la coloration s'effectue presque à coup sûr, jusqu'au moment où la cellule en voie de dégénérescence s'imprègne en totalité de façon diffuse. Cependant, malgré ces quelques irrégularités, l'application systématique de ce procédé est, dans bien des cas, de nature à lever certains doutes et permet souvent une interprétation plus exacte des faits observés par d'autres méthodes.

(1) P. 152.

(2) GUILLIERMOND, p. 527, note.

(3) LAGUESSE, p. 153.

(4) GUILLIERMOND, p. 529.

Le *violet neutre* m'a donné des résultats exactement identiques. Je l'ai cependant abandonné pour ne pas surcharger inutilement une technique déjà fort complexe, et je m'en suis tenu au rouge neutre, d'un usage plus courant dans tous les laboratoires.

SUBSTANCES GRASSES. — Le *sudan III* introduit dans la technique par DADDI en 1896 est un excellent réactif des corps gras. Malheureusement, ces derniers étant solubles dans l'alcool, il est impossible d'utiliser le réactif en solution alcoolique. J'ai utilisé de préférence la formule de GURGARD [1904], où le chloral est substitué à l'alcool (4).

Malgré le fort pouvoir osmotique de ce mélange, qui entraîne nécessairement une assez forte contraction cellulaire, il est possible d'en obtenir quelques bons résultats.

Dans les cas où la membrane très épaisse et cutinisée s'oppose à la pénétration du colorant, par exemple chez les spores mûres, il est avantageux d'utiliser le *sudan III* en solution dans l'acide lactique selon la formule de GUEGUEN [1906] (2) ; les objets montés dans le réactif sont chauffés jusqu'à ébullition, ce qui désorganise évidemment le contenu cellulaire, mais colore immédiatement les corps gras et les précipite s'ils sont à l'état d'émulsion.

Généralement, la membrane est cellulosique et mince, et les réactifs pénètrent très aisément. Le procédé de choix consiste alors à monter les préparations dans l'*acide osmique* au centième. Ce réactif tue la cellule sans la plasmolyser et la fixe dans sa structure, tandis que sa réduction presque immédiate au niveau des substances grasses les met en évidence d'une façon parfaite.

(1) Sudan III à 1 p. 1 000 dans une solution d'hydrate de chloral à 1/2, faire bouillir, laisser reposer, filtrer (p. 16).

(2) P. 225.

CHAPITRE II.

Fixation.

La condition essentielle pour obtenir de bons résultats est d'opérer sur du matériel en parfait état ; mais il est important de noter que, chez les Mousses, l'aspect macroscopique de l'objet est sans rapport avec sa structure intime. Il est toujours nécessaire de s'assurer, par un examen microscopique extemporané, que le végétal est cytologiquement en bonnes conditions. Il est, en outre, indispensable d'obtenir une pénétration rapide et totale du fixateur et, par conséquent, d'assurer son contact étroit avec toutes les régions de l'objet. Il y a généralement à cela deux obstacles : d'une part, la faible densité des fragments à fixer qui les ramène constamment à la surface ; d'autre part, la présence de bulles d'air nombreuses adhérentes aux aspérités du végétal. Il est facile d'obvier à ces inconvénients en plaçant les objets au fond d'un tube, au-dessous d'un tampon d'ouate hydrophile qui les empêche de surnager et en portant ensuite le tout sous la cloche pneumatique, qui réalise une élimination rapide des bulles d'air. Moyennant ces précautions, et si d'autre part le matériel traité est en bon état cytologique, le succès est la règle.

CHONDRIOME. — Le *formol*, dont les propriétés coagulantes avaient été indiquées dès 1892 par TRILLIAT (1), fut repris par SJÖBRING [1900], qui le préconisa comme un excellent fixateur des structures granuleuses ou filamenteuses de la cellule (2). Mais, lorsqu'il est employé seul, les colorations

(1) P. 1280.

(2) P. 287-288.

ultérieures sont généralement mauvaises et peu contrastées. Le *bichromate de potasse*, qui donne des sels métalliques, et non plus comme le formol de simples composés d'addition, favorise au contraire la coloration des mitochondries. Son action n'est donc pas à proprement parler une action fixatrice, et CHAMPY [1911] a montré que la postchromisation plus ou moins prolongée préconisée par BENDA n'a pas pour but d'empêcher les mitochondries de se dissoudre, mais simplement d'en permettre une meilleure coloration (1). REGAUD [1908], associant dans un même mélange ces deux fixateurs, réalise une méthode (2) dans laquelle la postchromisation n'est plus absolument nécessaire (3). Il en donne en 1910 la formule définitive et désormais classique sous le nom de *Procédé IV* (4). C'est lui que j'ai retenu. Il est trop connu pour que je le décrive à nouveau.

SUBSTANCES GRASSES. — Le procédé de choix repose sur l'emploi de l'*acide osmique* (tétroxyde d'osmium). Ce corps, outre la propriété déjà indiquée de se réduire au contact des graisses et de les colorer par précipitation à leur niveau d'osmium métallique, fixe assez bien le protoplasme. Malheureusement, comme le formol, il donne seulement des composés d'addition ou d'oxydation et pas de sels métalliques. De telles combinaisons sont peu colorables ; aussi est-il nécessaire de l'associer à l'*acide chromique*, qui, dans ces conditions, n'exerce aucune action nuisible sur le protoplasme et augmente au contraire sa colorabilité (LANGERON [1925]) (5). CHAMPY [1911] adopte cette méthode et la modifie par l'addition de *bichromate de potasse* (6), réalisant ainsi, comme dans la méthode de REGAUD, une assez bonne coloration du chondriome, encore améliorée par une postchro-

(1) P. 60.

(2) P. 661.

(3) GUILLIERMOND [1924], p. 6.

(4) P. 296.

(5) P. 307.

(6) Le fixateur de CHAMPY est ainsi composé : bichromate de potasse à 3 p. 100, 7 parties ; acide chromique à 1 p. 100, 7 parties ; acide osmique à 2 p. 100, 4 parties (p. 59).

misation d'une semaine environ. J'ai utilisé cette technique. Elle a surtout l'avantage de mettre excellemment en évidence les corps gras ; en outre, malgré des résultats sensiblement inférieurs à ceux que fournit la méthode de REGAUD, elle réalise un contrôle appréciable de cette dernière méthode.

NOYAU. — L'*acide chromique* donne avec les albuminoïdes des composés peu solubles. C'est cependant un mauvais fixateur pour le cytoplasme, où il produit souvent des réseaux irréguliers prêtant à des interprétations erronées. Par contre, il est parfait à l'égard des substances chromatiques du noyau, surtout s'il est associé à un acide qui, empêchant la formation de sesquioxyde de chrome, facilite la coloration. L'acide dont le choix s'impose pour cet usage est évidemment l'*acide acétique*. Il possède, en effet, la propriété de précipiter les substances nucléaires et de gonfler le cytoplasme, augmentant ainsi les contrastes entre ces deux régions cellulaires. Le mélange de FLEMMING réalise la meilleure formule de fixateur chromo-acétique. L'addition, proposée par BATAILLON (1), d'*acide picrique*, qui, par ses propriétés oxydantes, neutralise les éléments réducteurs de la cellule, facilite encore les colorations. C'est ce fixateur que j'ai adopté. Il est ainsi composé :

Acide chromique à 10 p. 100.....	10
— picrique (solution aqueuse saturée).....	80
— acétique.....	10

Il fixe les mitoses de façon parfaite et met remarquablement en évidence les formations fusoriales et les chromosomes. Il est cependant discutable en ce qui concerne les images centrosomiennes. HEIDENHAIN [1896] indique qu'à cet égard les fixateurs à base de sublimé donnent les meilleurs résultats (2). Aussi, pour mettre hors de doute la présence ou l'absence de corps centraux, ai-je employé le liquide de

(1) Cette technique, inédite, m'a été très obligeamment communiquée par son auteur, M. le professeur BATAILLON, de Montpellier.

(2) P. 195.

BATAILLON, additionné de bichlorure de mercure à saturation. Les images fournies sont d'ailleurs peu différentes.

APPAREIL RÉTICULAIRE INTERNE. — L'appareil réticulaire interne, décrit pour la première fois par GOLGI [1898] dans les cellules nerveuses (1), est encore, après trente ans, l'objet de discussions nombreuses. Deux groupes de méthodes sont généralement employés pour le mettre en évidence. Les uns reposent sur une imprégnation argentique, les autres sur une imprégnation osmique de cette structure. J'ai donné la préférence aux premières, dont GUILLIERMOND [1927] a montré la spécificité plus grande (2). Toutes dérivent, d'ailleurs, du procédé indiqué par GOLGI lui-même en 1908 (3) et comportent trois temps : fixation, imprégnation par le nitrate d'argent et révélation. J'ai choisi comme étant la plus fidèle la méthode de CAJAL [1924] au formol-urane (4).

Je l'ai appliquée de la façon suivante.

Fixation pendant douze heures dans :

Formol.....	3 centimètres cubes.
Nitrate d'uranyle (solution aqueuse à 1 p. 85).....	17 — —

Lavage à l'eau distillée pendant quelques secondes.

Imprégnation à froid pendant trente-six heures dans :

Nitrate d'argent	1,5 p. 100.
------------------------	-------------

Lavage rapide à l'eau distillée.

Révélation de huit heures à vingt-quatre heures dans :

Hydroquinone (solution aqueuse à 3 p. 100).....	10 centimètres cubes.
Sulfite de soude (solution aqueuse à 1 p. 100).....	10 — —
Formol.....	3 — —

Cette méthode, comme d'ailleurs toutes celles employées

(1) [1898a], p. 645 ; [1898b]. n. 62-63.

(2) P. 16.

(3) P. 271-272.

(4) P. 129-130.

en pareil cas, n'est pas absolument spécifique. Elle colore assez souvent les mitochondries. Mais une comparaison des images fournies par elle avec celles que donnent les méthodes de REGAUD et de CHAMPY permet d'éviter toute erreur.

CHAPITRE III.

Inclusion.

L'inclusion dans la paraffine est absolument nécessaire pour obtenir les coupes minces nécessitées par les faibles dimensions des éléments cellulaires étudiés. Aucun autre procédé ne pourrait fournir des préparations dont l'épaisseur ne doit pas excéder 3 μ . La contraction résultant de l'emploi de cette méthode est un faible inconvénient compensé par de nombreux avantages. J'ai employé, comme milieu de passage, le xylol. Tout autre aurait, je pense, donné d'aussi bons résultats, à condition de réduire au minimum le temps d'inclusion. Les petites dimensions des objets fixés rendent possible un séjour très bref dans les divers milieux, et en particulier dans la paraffine fondue. On évite ainsi une désorganisation cellulaire défavorable à l'étude. Voici les durées de séjour que j'ai adoptées :

Alcool à 90°	12 heures.
— à 95°	12 —
— à 100°	4 —
Alcool-xylol	2 h. 30.
Xylol	0 h. 45.
Xylol-paraffine	0 h. 45.
Paraffine	0 h. 30.

CHAPITRE IV.

Coloration.

La coloration n'a d'autre rôle que de rendre plus aisément visibles les structures préalablement fixées. Elle ne caractérise donc pas de façon spécifique les constituants cellulaires. Bien souvent, pour des raisons qui nous échappent, certains éléments, cependant différents, se colorent de façon identique, tandis que des éléments identiques se colorent diversement. Il faut toujours en tenir compte dans l'interprétation des images fournies ; mais, sous cette réserve, on peut admettre deux catégories de colorants : les uns *basiques* ou nucléaires, les autres *acides* ou cytoplasmiques. Ici encore, j'ai dû faire un choix, et j'ai retenu dans chaque groupe la méthode qui, sur le matériel fixé par les procédés indiqués plus haut, m'a paru donner les meilleurs résultats.

COLORANTS BASIQUES. — J'ai adopté la *safranine*, dont l'électivité pour les substances chromatiques du noyau est connue, et j'en ai employée associée au *vert Lumière*, ainsi que BENDA le préconisa dès 1891 (1). La méthode dont j'ai généralement usé est la suivante : les coupes déparaffinées sont portées sur la platine de Malassez, recouvertes de safranine anilinée (2), chauffées jusqu'à production de vapeur et maintenues de cinq à dix minutes à cette température. Elles sont ensuite lavées à l'eau distillée, différenciées une minute dans le vert Lumière à 0,25 p. 100, lavées et montées au baume. Ce procédé, qui a sur celui de BENDA l'avantage de la rapidité, donne néanmoins d'excellentes images. Il faut cependant noter que, dans certains cas, les chondriosomes,

(1) P. 549.

(2) Safranine à saturation dans eau anilinée saturée.

d'ailleurs déformés, peuvent se colorer par la safranine. Il est donc nécessaire, pour éviter des erreurs graves, de comparer les résultats obtenus par ce procédé avec ceux que fournissent les méthodes mitochondriales.

COLORANTS ACIDES. — La *fuchsine acide*, employée par ALTMANN dès 1890 pour colorer les « bioblastes », est encore, à l'heure actuelle, le colorant de choix pour les mitochondries. J'ai préféré à la méthode classique la combinaison, proposée par GALEOTTI en 1895, de la fuchsine acide et du *vert de méthyle* (1). Cette méthode a l'avantage de donner des images bicolores, plus facilement lisibles. Réalisée avec quelques modifications destinées à la rendre plus rapide, elle peut se résumer de la façon suivante :

Chauffer jusqu'aux vapeurs les coupes déparaffinées et recouvertes de :

Eau anilinée saturée	100 centimètres cubes.
Fuchsine.....	10 grammes.

Maintenir cinq minutes à cette température, laver à l'eau distillée et différencier de deux à trois minutes dans une solution aqueuse de vert de méthyle à 1 p. 100.

Cette méthode, extrêmement simple, donne généralement (surtout avec le matériel traité par le fixateur de REGAUD) d'excellents résultats.

Dans certains cas cependant, et particulièrement pour les pièces fixées par le liquide de CHAMPY, il peut être avantageux de faire précéder la coloration à la fuchsine acide par un mordantage selon la formule de PAHL (2). Cette technique, appliquée à l'étude du chondriome par RUBASCHKIN [1910] comme temps préalable à la coloration à l'hématoxyline (3), fut associée, par MEVES [1912] à la coloration par la fuchsine

(1) P. 466.

(2) Les coupes déparaffinées et hydratées sont immergées durant trente secondes dans une solution de permanganate de potasse à 0,5 p. 100, puis rincées à l'eau distillée et traitées trente secondes par une solution d'acide oxalique et de sulfate de potasse à 0,5 p. 100 de chaque.

(3) P. 408.

acide (1) et appliquée pour la première fois par DUESBERG [1923] à la cellule végétale en association avec le vert de méthyle (2).

HÉMATOXYLINE. — Parallèlement aux colorants indiqués ci-dessus, j'ai employé l'hématoxyline. Ce colorant a l'inconvénient d'être monochromatique et de colorer avec une spécificité peu marquée à peu près tous les constituants cellulaires morphologiquement définis. Mais il a, par contre, l'avantage de donner des préparations stables et ne pâlisant pas, comme celles que fournissent les colorants à base d'aniline. De plus, il peut être utilisé indifféremment après n'importe quel procédé de fixation. J'ai utilisé assez volontiers la méthode régressive préconisée par HEIDENHAIN en 1892 (3). Elle est assez connue pour que je me dispense de la décrire. Je lui ai cependant généralement préféré la technique instituée par MALLORY [1900] (4) : les coupes déparaffinées et hydratées sont portées dans une solution aqueuse de permanganate de potasse à 0,5 p. 100, où elles séjournent de quinze à trente minutes. Elles sont ensuite rincées à l'eau et immergées durant un temps égal dans une solution d'acide oxalique à 1 p. 100. Enfin, après un nouveau lavage à l'eau distillée, elles sont immergées de douze à vingt-quatre heures dans un mélange ainsi constitué :

Hématoxyline.....	1	gramme.
Solution aqueuse d'acide phospho-tungstique à 10 p. 100	200	centimètres cubes.
Eau oxygénée	2	— —
— distillée	800	— —

puis rincées à l'eau, déshydratées et montées à l'huile de cèdre.

Le mordantage précédant la coloration est, comme on l'a remarqué, une variante de la technique de PAHL. Il peut être

(1) P. 86.

(2) P. 203.

(3) P. 118.

(4) P. 19-20.

remplacé par un mordantage à l'iode. Les coupes, hydratées, sont alors d'abord traitées par le liquide de LUGOL à froid, pendant trois à vingt-quatre heures, puis décolorées dans une solution d'hyposulfite de soude à 5 p. 100 et lavées. La suite de la méthode n'est pas modifiée.

Ces deux procédés de mordantage s'équivalent. Le permanganate comme oxydant, l'iode comme métalloïde avide d'hydrogène, ont en définitive pour résultat de neutraliser les éléments réducteurs qui pourraient s'opposer à la coloration.

Quel que soit le mordant employé, la méthode de MALLORY donne des images d'un modelé étonnant et colore certains éléments invisibles par d'autres techniques. Les cils, par exemple, sont mis en évidence avec la plus grande netteté, non seulement sur les préparations obtenues par des fixateurs à base d'acide picrique, mais encore sur celles que fournit la méthode de REGAUD.

TROISIÈME PARTIE
ÉTUDE CYTOLOGIQUE DES MOUSSES

Espèces étudiées (1) :

Hylocomium splendens (Br. Eur.) Hedw.

Hypnum fluitans (Br. Eur.) L.

Rhynchostegium Megapolitanum (Br. Eur.) Blandw.

Polytrichum formosum (L.) Hedw.

Mnium spinosum (L.) Schwægr.

Mnium affine (L.) Schwægr.

Mnium punctatum (L.) L.

Bryum cæspititium (L.) L.

Funaria hygrometrica (Schreb.) Hedw.

Gasterogrimmia crinita (Schimp.) Brid.

(1) M. l'abbé SQUIVET DE CARONDELET, membre de la Société botanique de France, a bien voulu revoir la plupart de mes déterminations et effectuer celles de quelques espèces litigieuses. Je suis heureux de l'en remercier.

CHAPITRE PREMIER.

Cellule génératrice de l'axe.

§ I. — HISTORIQUE.

NÆGELI [1845] montra le premier que l'axe du gamétophyte et les éléments qui en dépendent dérivent d'une cellule génératrice apicale unique (1). Après lui, de nombreux chercheurs reprirent cette étude et décrivirent avec un grand luxe de détails la formation de tous les organes à partir de cette cellule. Mais ces travaux, très complets en ce qui concerne la charpente cellulosique, font totalement abstraction du contenu cellulaire. Il faut se contenter de quelques indications échappées par hasard aux auteurs et souvent trop vagues pour qu'on puisse y attacher une grande importance.

Ainsi W.-P. SCHIMPER [1848] parle du contenu mucilagineux et grumeux des cellules voisines du sommet parce que ce contenu l'empêche de bien voir les parois (2). A peine peut-on déduire de cette indication qu'il reconnut à ce niveau un cytoplasme non homogène et incolore. HOFMEISTER [1851] paraît aussi avoir vu, si l'on s'en rapporte à la figure 3 de sa planche XIII, une cellule apicale à cytoplasme granuleux. Il n'y indique aucun chloroplaste, ou du moins rien qui ressemble aux chloroplastes dessinés par lui dans la figure 24 de la même planche (cellules de l'assise pariétale de l'antheridie de *Funaria hygrometrica*).

La figure 5 de la planche III que donne W. P. SCHIMPER [1857] dans son mémoire sur les *Sphaignes* paraît plus expli-

(1) P. 143.

(2) P. 31.

cite. Elle montre, autour d'un noyau un peu latéral, des travées rayonnantes qui paraissent délimiter des vacuoles, et, çà et là, des granulations assez volumineuses et nettement indiquées. On peut, semble-t-il, en déduire que l'auteur a vu dans cette cellule apicale un protoplasme vacuolisé renfermant des plastes assez nombreux, mais de dimension minimes.

HOFMEISTER [1863], LORENZ [1867] et LEITGEB [1868a], dont les travaux concernant l'évolution de l'axe sont demeurés classiques, n'ajoutèrent rien par leurs figures ni par

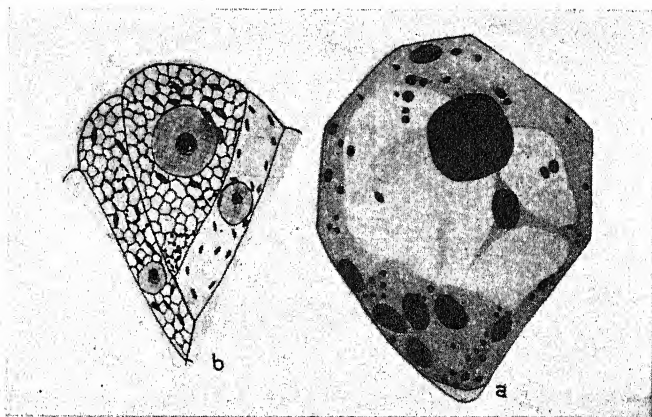


Fig. I. — *a*, cellule apicale de *Polytrichum piliferum* (d'après Sapehin [1913b], Taf. XIV, fig. 3) ; *b*, cellule apicale de *Fontinalis antipyretica* (d'après P. Dangeard [1925a], Pl. I, fig. 1).

leurs textes à ce que je viens d'indiquer ; il en fut ainsi jusqu'en 1913.

C'est alors que SAPEHIN [1913b] reprit l'étude de ce sujet. Dans un travail destiné à élucider les rapports des plastes et du chondriome, il parle à nouveau de la cellule génératrice de l'axe des Mousses. Il y reconnaît chez *Polytrichum piliferum* des chloroplastes dérivant l'un de l'autre par bipartitions successives, et des chondriosomes se manifestant le plus souvent sous une forme granuleuse (1). Sa figure montre des travées sombres délimitant des régions plus claires qui sont peut-être des vacuoles (fig. I, *a*) ; mais l'auteur n'en dit rien,

(1) P. 322.

et le fait qu'il dessine dans ces régions claires des grains analogues aux mitochondries figurées dans le protoplasme empêche de rien affirmer.

P. DANGEARD [1925a] obtient des résultats tout à fait identiques dans la cellule apicale de l'axe de *Fontinalis antipyretica*. Il y décrit des plastes assez grands à côté desquels se trouvent des « cytosomes » petits et granuleux (1). Il indique dans sa figure un protoplasme creusé de nombreux alvéoles polyédriques (fig. I, b), au sujet desquels il reste muet. Peut-être faut-il voir là des vacuoles déformées par la fixation.

§ II. — RECHERCHES PERSONNELLES.

1. MATÉRIEL VIVANT. — En raison de ses dimensions relativement grandes, la cellule apicale se prête à une étude commode. Elle est assez facile à isoler, à condition d'user du procédé suivant : on décapite la tige aussi près que possible de son sommet, de façon à détacher le bourgeon terminal, mais sans chercher à atteindre la cellule apicale elle-même. On le monte dans un léger excès d'eau, et on fait aller et venir la lamelle sur la lame. On arrive ainsi, en exerçant une légère pression, à énucléer le sommet du bourgeon et à le disposer de profil. Les jeunes feuilles, d'ailleurs assez petites et transparentes, qui accompagnent toujours plus ou moins la cellule apicale, peuvent être facilement écartées en déplaçant doucement la lamelle.

Je n'ai jamais pu, malgré de très nombreuses tentatives, obtenir de coloration *intra vitam* par les colorants vitaux ordinaires. GALEOTTI [1894] a fait remarquer la difficulté très grande que l'on éprouve à colorer une cellule en pleine vitalité (2). Il est assez probable que la non-colorabilité de la cellule apicale est en rapport avec son énergie génératrice. On peut d'ailleurs facilement en examiner sans coloration la plupart des éléments. Les vacuoles en particulier, outre leur réfringence moindre, contiennent presque toujours des

(1) P. 6.

(2) P. 196.

corpuscules plus ou moins mobiles. On peut ainsi les reconnaître à coup sûr.

Mnium punctatum (Pl. I, fig. 1). — La cellule apicale est hémisphérique. Elle renferme des vacuoles toujours arrondies, petites et nombreuses, dans lesquelles on peut voir assez souvent un ou deux corpuscules intravacuolaires les remplissant presque en totalité. Ils sont animés du mouvement brownien ; mais, en raison des petites dimensions des vacuoles qui les renferment, ils remuent presque sur place.

Les chloroplastes petits, ovoïdes ou légèrement fusiformes, sont déjà chargés de chlorophylle. Ils sont répartis dans le cytoplasme entre les vacuoles et mêlés à de nombreuses granulations toujours petites et sphériques.

Il est particulièrement difficile de préciser la valeur de ces granulations. Leur exigüité et leur réfringence leur donnent un aspect brillant ou sombre, selon que l'on met au point à des niveaux différents. L'action de l'acide osmique est donc toujours sujette à caution, et il est préférable de rester à cet égard sur une prudente réserve.

Le noyau est parfaitement visible sans coloration. Il est gros et granuleux et présente une zone périphérique moins dense que la région centrale.

Hypnum fluitans (Pl. I, fig. 2). — Cette espèce, étant aquatique, présente le grand avantage de pouvoir être examinée dans son milieu vital. Mais il ne faut pas oublier que l'eau des mares où vit cette Mousse renferme une assez grande quantité de corps dissous. D'autre part, cette Mousse se flétrit plus rapidement à l'air libre que les espèces à vie aérienne, ce qui est en rapport avec une perméabilité plus grande de ses cellules due à leur biologie spéciale. Aussi l'examen dans l'eau distillée, milieu hypotonique, donne-t-il des images inexactes. Les vacuoles y sont agrandies et distendues, et les chloroplastes sont accolés à leurs parois (1). Pour éviter cet écueil, j'ai recueilli avec les Mousses à étudier

(1) KONOPACKI [1924] a montré que l'immersion d'organismes peu résistants (œuf de grenouille) dans l'eau distillée dont la pression osmotique est nulle amène des perturbations de leur métabolisme et des modifications dans les processus morphogénétiques (p. 323).

une certaine quantité de l'eau où elles se trouvaient, et j'ai monté mes préparations dans une goutte de cette eau préalablement filtrée.

Ici encore, la cellule apicale est hémisphérique. Les vacuoles, arrondies, sont moins nombreuses que chez *Mnium punctatum*, mais elles sont plus volumineuses. Elles sont plus turgescentes et plus rares dans les bourgeons immergés que dans les bourgeons émergés. Les corpuscules intravacuolaires sont inconstants. Ils sont néanmoins souvent présents et, à cause de la grandeur des vacuoles, accomplissent des déplacements bien marqués.

Entre les vacuoles, le protoplasme s'étire en travées étroites. Ces travées renferment des chloroplastes nettement colorés en vert, quoique petits, et des granulations de dimensions diverses. Les plus grosses de ces granulations paraissent sous une certaine mise au point colorées en vert. Mais il est difficile de dire si cette teinte est due à la présence de chlorophylle ou simplement à la réfringence de ces éléments. Ces granulations ne sont certainement pas grassieuses, car l'acide osmique est sans effet sur elles. Peut-être les plus petites noircissent-elles, mais, pour la raison exposée ci-dessus, il est impossible de l'affirmer. Le noyau est dans certains cas bien visible. Il est d'aspect granuleux et renferme un nucléole homogène de dimension moyenne.

2. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de REGAUD). — *Hypnum fluitans* (Pl. III, fig. 2). — La méthode de REGAUD confirme les résultats indiqués ci-dessus. La description du matériel cytoplasmique fuchsinophile de la cellule apicale répond entièrement à ce que j'ai indiqué tout à l'heure. Je n'y reviendrai pas. Il y a simplement lieu de noter ici l'absence de granulations noires correspondant à des gouttelettes grassieuses. En outre, le formol bichromaté fixe remarquablement le protoplasme, qui paraît ici homogène et creusé de vacuoles arrondies très nettes. Elles sont en tous points superposables à celles que l'observation vitale permet de reconnaître, mais les corpuscules intravacuolaires ont disparu, probablement dissous par les réactifs employés.

Le noyau est gros. Son nucléole et sa région périphérique sont granuleux et vivement colorés en rouge.

Gasterogrimmia crinita (Pl. III, fig. 3). — La cellule apicale présente un protoplasme creusé de vacuoles petites et nombreuses du type *Mnium*. Le noyau très grand et renfermant un gros nucléole répond au type déjà décrit, mais les chloroplastes sont absents. Le matériel fuchsinophile de la cellule est représenté ici par des mitochondries peu nombreuses et par des chondriocontes s'insinuant entre les vacuoles et

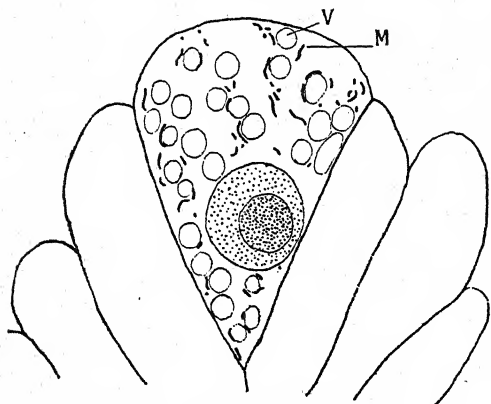


Fig. II. — Cellule apicale de *Rhynchostegium Megapolitanum*. — V, vacuoles ; M, chondriosomes (Regaud ; fuch sine acide, vert de méthyle).

suisant assez souvent leur contour. Ainsi se réalise chez les Mousses un type analogue au type normal des végétaux supérieurs.

Rhynchostegium Megapolitanum (fig. II). — La cellule apicale répond au type décrit ci-dessus. Le chondriome est encore représenté par des grains et des

filaments. Il n'y a pas de chloroplastes différenciés.

3. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de CHAMPY). — *Hypnum fluitans* (Pl. IV, fig. 1 ; Pl. III, fig. 1). — L'acide osmique fixe et colore, dans la cellule apicale, des granulations très petites se détachant en noir intense sur le fond presque incolore des préparations simplement montées au baume sans action préalable d'un colorant (Pl. IV, fig. 1). Elles sont groupées en amas plus ou moins denses, et quelquefois isolées. Malgré l'absence de coloration, les parois cellulaires et le noyau apparaissent avec une teinte d'un gris jaunâtre qui permet de les reconnaître facilement. Il est à peu près impossible de distinguer précisément les autres éléments de la cellule.

La coloration du même matériel par la fuch sine acide

(Pl. III, fig. 1) met en évidence quelques faits nouveaux. Le protoplasme, granuleux et coloré en rose, présente des lacunes irrégulières correspondant sans nul doute aux vacuoles déformées par le fixateur. Les chloroplastes, colorés en rouge vif et parfaitement homogènes, se reconnaissent facilement. La plupart paraissent fusiformes; certains cependant ont un contour ellipsoïdal ou circulaire, et, dans ce dernier cas, présentent une coloration rouge moins intense. On peut en conclure qu'ils sont tous lenticulaires, les uns étant vus de face et les autres de profil. On constate d'ailleurs, en faisant varier la mise au point, que les chloroplastes d'aspect fusiforme ont une profondeur à peu près égale à leur longueur.

A côté des chloroplastes, se distinguent très nettement des grains fuchsinophiles. Les uns et les autres sont de dimensions variables, et les plus petits chloroplastes se confondent avec les plus grosses granulations, en sorte que les premiers paraissent être le résultat de l'évolution des secondes. Je n'ai jamais rencontré, dans la cellule apicale, les étranglements en « 8 » caractéristiques de la multiplication des chloroplastes. Les granulations fuchsinophiles les plus petites sont, en raison de leur coloration très vive et de leur exigüité, assez difficiles à distinguer des grains colorés en noir par l'acide osmique. Cependant, avec un éclairage puissant, on parvient à reconnaître ces derniers dans la situation et avec l'aspect décrits précédemment.

§ III. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

La cellule génératrice de l'axe des Mousses est toujours de grandes dimensions. Son noyau est volumineux et muni d'un gros nucléole.

Le matériel fuchsinophile comprend toujours des mitochondries auxquelles sont associés tantôt des chloroplastes fusiformes ou lenticulaires correspondant à la structure décrite par SAPEHIN [1913b] et P. DANGEARD [1925], tantôt des chondriocentes. Cette inconstance morphologique est peut-être spécifique, mais il est plus probable qu'il faut la rapprocher du fait mis en évidence par GUILLIERMOND [1924]

dans la cellule apicale d'*Elodea canadensis*. Dans cette cellule, les plastes peuvent être, selon les cas, très différenciés et amylières ou réduits à des bâtonnets et à des grains (1). GUILLIERMOND attribue ces changements de forme à des influences physiques (2). Il en est sans doute ainsi, et si de telles variations de structure ne se manifestent pas, chez les Mousses que j'ai étudiées, dans une même espèce, cela provient, selon toute vraisemblance, de ce que les divers bourgeons, récoltés au même instant et au même endroit, subissaient précisément les mêmes influences et les traduisaient par la même constitution cellulaire. C'est là un problème de cytophysiologie expérimentale qui dépasse les limites de ce travail. Quelle qu'en soit d'ailleurs la solution et sans sortir du domaine purement morphologique, on peut tirer des faits observés quelques conclusions intéressantes.

Dans le cas où les chloroplastes existent dans la cellule apicale, ils paraissent se rattacher aux mitochondries par toute une série de formes de transition. Ce fait, rapproché de l'absence ou du moins de l'extrême rareté des chloroplastes en voie de division dans une cellule pourtant très active, conduit à supposer que les chloroplastes dérivent à chaque instant de mitochondries auxquelles serait plus spécialement dévolue la faculté de se diviser. C'est à des stades de bipartition que correspondraient les mitochondries allongées étranglées ou gémées si fréquemment retrouvées parmi les autres, ce qui reviendrait à considérer le stock mitochondrial de la cellule comme un véritable *méristème* évoluant normalement vers la formation d'éléments plastiques différenciés.

On peut déduire par analogie qu'il en est de même dans le deuxième cas, lorsque les chloroplastes sont remplacés par des chondriocotes, bien qu'il soit aussi difficile de l'affirmer que de le nier. Rien ne ressemble plus, en effet, à une mitochondrie en chondriodière qu'un court chondriocote, et il est seulement permis de dire qu'un lien génétique entre ces deux éléments n'est démenti par aucun fait. J'aurai du reste l'occasion de revenir plus tard sur l'interdépendance

(1) P. 18-19.

(2) P. 19.

des chondriosomes et des mitochondries et d'apporter des détails nouveaux à l'appui de cette hypothèse.

A côté du chondriome fuchsinophile, se trouvent constamment des vacuoles toujours arrondies, plus ou moins nombreuses. Il m'est impossible d'apporter aucune contribution à la connaissance du mécanisme de leur apparition. Je ne les ai vues ni se former *de novo* ni se diviser, du moins lorsque leurs dimensions permettaient de les identifier. Les observations réalisées ici m'interdisent de prendre parti pour l'une plutôt que pour l'autre théorie. On peut tout aussi bien admettre, en un point quelconque du protoplasme, une élimination punctiforme de substance, point de départ de la vacuole nouvelle, qu'une bipartition de vacuoles pré-existantes. Tout ce qu'il est permis d'affirmer, c'est que cette bipartition, si elle a lieu, ne se rencontre, au moins dans le cas présent, que chez les vacuoles les plus petites et à un stade où elles ne peuvent être distinguées des autres granulations cytoplasmiques.

La cellule génératrice renferme enfin des granulations graisseuses petites et peu nombreuses. Ces granulations prennent naissance directement dans le protoplasme. Elles ont sans relations avec les plastes et tout à fait indépendantes des vacuoles. Leur valeur physiologique est imprécise. Elle sera discutée à la fin du paragraphe suivant, qui fournira à leur sujet quelques données nouvelles.

CHAPITRE II.

L'axe.

§ I. — HISTORIQUE.

Les indications concernant la structure cytologique de l'axe des Mousses sont rares. W. P. SCHIMPER, le premier, mentionne à cet égard quelques détails à retenir.

En 1848, il souligne que la tige est d'autant plus verte qu'elle est plus jeune (1). Il ne tire d'ailleurs aucune conclusion de cette observation. Il note aussi que les cellules « tenant lieu de corps ligneux » renferment un contenu aqueux où nagent des grains de chlorophylle et d'amidon animés du mouvement brownien, et que, chez *Polytrichum* et quelques autres espèces, le faisceau médullaire est entouré par une zone de cellules amylofères (2).

En 1857, il suit l'évolution des cellules corticales des *Sphaignes*. Dans la région de la tige en voie de différenciation, elles renferment un liquide mucilagineux mal défini, un noyau et des chloroplastes en voie de disparition (3). Lorsque ces cellules vieillissent, leurs parois s'épaississent et leur contenu disparaît. Le tissu médullaire garde un peu plus longtemps un contenu liquide, qui se condense ensuite sur les parois (4).

LORENZ [1863] étudie les *Brutknospen* de *Fissidens taxifolius* et en donne une description cytochimique. Il réalise un examen microscopique de préparations obtenues par écrasement et reconnaît dans les cellules un noyau, un contenu granuleux ou muqueux et des gouttelettes de substance semi-fluide peut-être huileuse (5).

(1) P. 26.

(2) P. 26.

(3) P. 31.

(4) P. 31-32.

(5) P. 2.

RUDOLPH [1912] utilisa le premier les techniques modernes de fixation et de coloration. Chez *Mnium cuspidatum* fixé par la méthode de BENDA, il ne trouve pas trace de chondriosomes (1). Les cellules de la zone externe renferment des chloroplastes normaux. Au contraire, dans la zone interne dont les cellules sont étirées, les chloroplastes subissent une extension passive et se transforment en fuseaux étroits presque filamenteux, disposés les uns à la suite des autres le long des travées cytoplasmiques (2).

P. DANGEARD [1915a] reprit cette étude dans les cellules de l'axe jeune de *Fontinalis antipyretica*. Il reconnut des chloroplastes amylofères accompagnés de « cytosomes » granuleux ou en bâtonnets (3). Dans les cellules plus âgées, il dessine des chloroplastes amylofères très différenciés et des « cytosomes » (4). Ceux-ci sont d'autant moins nombreux que la cellule est plus âgée, ce qui, pour l'auteur, correspond à un retard dans leur multiplication (5). Ici encore, les plastes et les grains sont répartis le long des travées protoplasmiques délimitant des alvéoles polyédriques non interprétées par l'auteur et qui sont sans doute des vacuoles dénaturées par la fixation (6).

§ II. — RECHERCHES PERSONNELLES.

1. MATÉRIEL VIVANT. — L'épaisseur de l'axe, lui enlevant toute transparence, s'oppose à une observation vitale approfondie. D'autre part, l'examen de coupes minces pratiquées dans du matériel frais est sans intérêt en raison de la désorganisation cellulaire qui en résulte. L'observation vitale ne permettrait d'ailleurs probablement pas de reconnaître des faits particulièrement nouveaux. Les résultats obtenus par d'autres méthodes d'investigation, dont la valeur est bien connue, sont sans aucun doute superposables à ceux que donnerait l'examen vital auquel il faut cependant reconnaître a valeur d'un contrôle indiscutable.

2. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de REGAUD). — *Hypnum*

(1) P. 606.

(3) P. 6.

(5) P. 7.

(2) P. 622.

(4) Pl. I, fig. 3.

(6) Pl. I, fig. 4.

fluitans (Pl. III, fig. 2, 4 et 6). — Les cellules voisines du sommet de l'axe présentent un protoplasme vacuolaire au milieu duquel se distinguent nettement des mitochondries et des chloroplastes analogues à ceux que nous avons vus dans la cellule apicale (Pl. III, fig. 2). Toutefois ici ces chloroplastes présentent assez fréquemment une zone centrale claire, quelquefois pluriloculaire, et qui correspond à la présence d'un ou de plusieurs grains d'amidon.

Ces grains d'amidon s'accroissent très rapidement en volume, et les cellules plus âgées (Pl. III, fig. 4) sont littéralement bourrées de chloroplastes amylières à peu près sphériques. Entre ces chloroplastes se retrouvent les grains mitochondriaux présents dans les cellules plus jeunes.

Les cellules de l'axe adulte (Pl. III, fig. 6) sont formées de constituants identiques, mais leur morphologie diffère quelque peu. Les cellules plus longues sont abondamment vacuolisées, et les chloroplastes sont répartis dans la couche protoplasmique pariétale et dans les travées intravacuolaires. Ça et là, mais en quantité minime, se retrouvent les mitochondries déjà indiquées.

Rhynchostegium Megapolitanum (Pl. III, fig. 7 et 8). — Les cellules immédiatement voisines de la cellule apicale ont une constitution cytologique analogue à celle de cette dernière. Il n'y a donc pas de chloroplastes, mais ils apparaissent très rapidement et de façon classique par renflement d'un chondriosome formant bientôt en son centre un grain d'amidon. Ainsi, au bout de peu de temps, la cellule de l'axe a acquis une constitution en tous points identique à celle des cellules axile: d'*Hypnum fluitans* présentant un protoplasme peu abondant, des chloroplastes amylières nombreux et des mitochondries en petit nombre.

Cette constitution se retrouve pendant un assez long temps au niveau des cellules sous-épidermiques (Pl. III, fig. 7). Par contre, les cellules profondes (Pl. III, fig. 8) se dénaturent assez rapidement. Le noyau s'homogénéise et se déforme. Les chloroplastes ont une tendance à se grouper autour de lui. Ils sont alors petits et paraissent résorber leur amidon. Les travées protoplasmiques intervacuolaires sont entiè-

rement occupées par des grains fuchsinophiles souvent si serrés les uns contre les autres que la travée tout entière paraît constituée par la substance des grains.

Il est douteux qu'il y ait là une multiplication des chondriosomes. Elle ne répondrait, en effet, à aucune nécessité. Il paraît plus probable que, au moment où la cellule meurt, la destruction du protoplasme se traduit par l'apparition d'un produit de désintégration fuchsinophile sans rapports avec le chondriome.

3. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de CHAMPY). — *Hypnum fluitans* (Pl. VII, fig. 4, 5 et 6 ; Pl. III, fig. 5). — Les cellules les plus voisines du sommet de l'axe sont relativement petites, polyédriques, irrégulières, et à peu près également développées en longueur, en largeur et en profondeur. Elles renferment des globules de graisse assez nombreux, mais inégalement répartis dans chacune d'elles. Ils sont analogues à ceux que contient la cellule apicale, quoique proportionnellement plus abondants (Pl. VII, fig. 4).

A mesure que l'on s'éloigne du sommet, on voit les cellules s'allonger dans le sens de la longueur de l'axe, jusqu'à devenir, en fin d'évolution, sept ou huit fois aussi longues que larges. En même temps, les gouttelettes graisseuses diminuent en nombre et en dimension pour finalement disparaître. A partir d'un niveau correspondant à peu près au point d'insertion de la quinzième feuille à partir du sommet, il est impossible d'en reconnaître aucune.

Le même matériel traité par la fuchsine acide montre dans les cellules voisines du sommet (Pl. VII, fig. 5) un protoplasme granuleux dénaturé par le fixateur et ne présentant pas de vacuoles nettes. Les chloroplastes sont entièrement développés et renferment de deux à cinq grains d'amidon. A côté d'eux, se voient les granulations graisseuses déjà décrites et des grains fuchsinophiles de très petites dimensions. Dans aucune cellule, on ne trouve de stade intermédiaire permettant d'admettre une relation génétique actuelle entre les chloroplastes et ces grains.

A une certaine distance du sommet, les cellules profondes

se différencient des cellules superficielles. Les premières (Pl. VII, fig. 6) présentent un cytoplasme granuleux, compact, renfermant un noyau rejeté à l'une des extrémités de la cellule. Autour de ce noyau sont groupés presque tous les chloroplastes. Ils sont assez réduits, colorés non plus en rouge vif mais en brun rouge, ce qui paraît indiquer un début de désorganisation. Néanmoins, ils renferment encore de l'amidon. Les granulations cytoplasmiques varient dans leur teinte du brun au rose vif. Elles remplissent toute l'étendue du cytoplasme et paraissent répondre à un stade de désorganisation protoplasmique bien plutôt qu'aux grains mitochondriaux décrits dans les cellules plus jeunes.

La zone cellulaire superficielle a un aspect quelque peu différent (Pl. III, fig. 5). Le protoplasme, granuleux, est creusé de larges lacunes correspondant sans doute à des vacuoles déformées par l'action du fixateur. Les travées cytoplasmiques intervacuolaires présentent, çà et là, des chloroplastes en tous points semblables à ceux des cellules profondes. Le noyau est nettement indiqué et de structure normale. Les granulations sont abondantes. Certaines cependant, quoique colorées en rouge, ne doivent pas être confondues avec des granulations mitochondriales. Encloses dans des vacuoles, elles correspondent plutôt à une précipitation de substance intravacuolaire.

§ III. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Comme on l'a vu dans le précédent chapitre, la constitution de la cellule génératrice apicale peut changer, soit qu'il s'agisse de variations spécifiques, soit qu'il faille simplement voir là le résultat de conditions physiologiques différentes. Mais, quel que soit l'aspect de cette cellule, toutes celles qui en dérivent acquièrent bientôt une structure identique répondant au type normal de la cellule végétale et réalisant au sommet de l'axe un tissu homogène. Ces cellules se différencient ensuite plus ou moins, selon le genre et l'espèce considérés, en régions diverses variant plutôt par la disposition et la forme de leurs cellules que par la constitution

de ces dernières. Cette constitution diffère de celle de la cellule génératrice par quelques détails. Le plus frappant est peut-être la différence, nettement tranchée ici, entre les chloroplastes et les mitochondries. Aucun terme de passage n'existe entre ces deux catégories d'organites. Ce fait peut être expliqué de deux façons. Ou bien les formes intermédiaires provenaient de la fragmentation répétée des chloroplastes en voie de division active, et ces petits chloroplastes maintenant différenciés ont repris leurs dimensions normales; ou bien les chloroplastes se formaient constamment à partir des mitochondries granuleuses dans la cellule génératrice cinétiquement active, mais cette différenciation cesse dans les cellules morphologiquement fixées et dotées du nombre normal de chloroplastes. •

Cette dernière hypothèse est en accord avec ce que nous verrons plus loin. La première, qui admet l'existence de deux lignées mitochondriales, paraît cependant à rapprocher du fait suivant : dans tous les cas, la cellule adulte est privée de chondriocontes. Ce fait, sans intérêt en ce qui concerne *Mnium punctatum* et *Hypnum fluitans*, a au contraire une grande importance dans le cas de *Gasterogrimmia crinita* et de *Rhynchostegium Megapolitanum*. En effet, chez ces espèces, les chondriocontes présents dans la cellule apicale à côté des mitochondries disparaissent pour être remplacés par des chloroplastes, ce qui paraît bien correspondre à une formation des seconds à partir des premiers, qui n'en seraient qu'une modification morphologique. Mais, même dans ce cas, l'indépendance des chondriocontes et des mitochondries de la cellule apicale est loin d'être prouvée, et, quel que soit l'état sous lequel apparaissent les chloroplastes (chloroplastes vrais ou chondriocontes), leur dérivation à partir des mitochondries est à peu près certaine. On peut ainsi admettre que le cycle normal de l'évolution des chloroplastes à partir des mitochondries passe par la forme chondrioconte; mais il est aussi légitime de supposer que, dans certains cas, cette forme intermédiaire manque, transformant alors la *genèse* normale des plastes en une *tachygenèse* qui explique aisément les diverses images observées.

Dans tous les cas, la structure cytologique « indécise » de la cellule apicale évolue de façons diverses, mais parallèles, vers un état d'équilibre morphologique exactement défini, qui est l'état adulte.

Parallèlement à cette évolution, les vacuoles s'accroissent et se fusionnent, diminuant ainsi en nombre et finissant dans les cellules les plus âgées par réaliser une seule vacuole centrale. Il va de soi que, en raison de leurs dimensions plus grandes, elles subissent des déformations passives qui altèrent dans une certaine mesure leur forme originellement sphérique.

Il n'y a pas de graisse dans les cellules adultes de l'axe. Par contre, comme l'avait déjà observé en 1863 LORENZ par des moyens bien primitifs, on en trouve en assez grande abondance dans les cellules du méristème apical. On peut considérer cette substance soit comme des excreta repris plus tard et éliminés sous un autre aspect, soit plutôt comme une matière de réserve représentant l'excédent nutritif accumulé par la cellule au moment d'une période de métabolisme actif et destinée à y contribuer.

CHAPITRE III.

La phyllidie.

§ I. — HISTORIQUE.

HEDWIG [1782] donna le premier quelques détails sur la structure de cet organe. Il prit, il est vrai, pour des vaisseaux anastomosés (1) les cloisons épaisses séparant les cellules, mais il dessina exactement les chloroplastes (2) et reconnut que la phyllidie leur devait sa couleur verte (3). Dans certaines cellules, il les figura déjetés vers les parois (4) par une vacuole centrale dont il ne soupçonna cependant pas l'existence.

MORREN [1841] suivit l'évolution de cet organe. Les grossissements dont il disposait (150 à 200 diamètres) ne lui permirent pas d'en préciser le détail. Néanmoins, il reconnut dans les plus jeunes stades un cytoplasme homogène qu'il prit pour de la chlorophylle amorphe (5), et il indiqua l'apparition dans un stade ultérieur de chloroplastes morphologiquement définis (6). Ainsi, dès cette date, l'absence de chloroplastes dans les jeunes stades était connue, sinon mise en vedette.

NÆGELI [1845] reconnut une initiale unique à l'origine de la phyllidie (7). Il en indiqua les cloisonnements successifs avec beaucoup de précision, mais donna peu d'indications

(1) Pars I, p. 25.

(2) Taf. I, fig. 5-6.

(3) P. 25.

(4) Taf. I, fig. 6.

(5) [1841a], p. 73 ; [1841b], p. 174. — L'idée courante alors de la formation des chloroplastes aux dépens de la chlorophylle amorphe (MOHL, *Veg. Zell.*, p. 204) n'est pas étrangère à cette interprétation erronée.

(6) [1841a], p. 77 ; [1841b], p. 175.

(7) P. 176.

concernant son contenu. Il nota cependant dans les cellules du jeune organe, sitôt après leur formation, un cytoplasme homogène, muqueux et verdâtre. Plus tard, se forment les corps chlorophylliens, qui se situent contre les parois cellulaires, tandis que le contenu devient fluide et clair (1).

J'ai déjà indiqué l'observation réalisée par W.-P. SCHIMPER [1848] d'un contenu mucilagineux ou grumeux dans les jeunes phyllidies voisines du sommet de l'axe (2). Plus tard [1857], il décrit dans les cellules de la phyllidie adulte une substance mucilagineuse où nagent de rares chloroplastes (3).

A partir de ce moment, les travaux publiés sur ce sujet demeurèrent muets en ce qui concerne le contenu cellulaire jusqu'à SAPEHIN [1913b], qui n'indique d'ailleurs rien de précis à cet égard. Cependant, bien qu'il ne parle pas nommément des cellules de la phyllidie, il paraît, si l'on s'en rapporte à ses conclusions, leur attribuer à la fois un matériel chloroplastique et un matériel mitochondrial.

Tout récemment enfin, P. DANGEARD [1925] décrit très brièvement la constitution des cellules phyllidiennes chez *Fontinalis antipyretica*. Elle est comparable à celle des cellules de l'axe (4), présentant des chloroplastes amyliifères et des « cytosomes » moins nombreux dans les cellules âgées que dans les cellules jeunes. Comme je l'ai déjà indiqué, l'auteur attribue la raréfaction de ces grains à un retard dans leur multiplication (5).

§ II. — RECHERCHES PERSONNELLES.

1. MATÉRIEL VIVANT. — *Mnium punctatum* (Pl. I, fig. 3 ; Pl. II, fig. 4). — Les jeunes phyllidies se manifestent de très bonne heure. Elles forment autour de la cellule apicale de l'axe une série de mamelons papilliformes, d'abord réduits à une seule cellule dont la région distale s'isole bientôt par une paroi. La cellule ainsi formée, dérivant de la cellule apicale de l'axe, présente avec cette dernière une analogie

(1) P. 184.

(2) P. 30-31.

(3) P. 20.

(4) P. 6.

(5) P. 7.

nécessaire. Elle est toutefois un peu plus réduite. Son protoplasme est creusé de nombreuses vacuoles où se retrouvent fréquemment les grains mobiles déjà indiqués chez la génératrice de l'axe. Les chloroplastes sont présents, mais petits. Ils sont accompagnés de granulations réfringentes dont l'examen vital ne permet pas de préciser la valeur. Le noyau est relativement gros. Il renferme un nucléole granuleux très apparent.

Cette cellule joue pendant un temps limité un rôle analogue à celui de la cellule génératrice de l'axe (Pl. I, fig. 3). Mais, tandis que cette dernière, se divisant sur trois faces, donne un massif cellulaire, l'initiale phyllidienne, se divisant alternativement selon deux directions seulement, détermine une lame cellulaire perpendiculaire aux plans de clivage. C'est cette lame cellulaire qui constitue la jeune phyllidie.

Assez rapidement d'ailleurs, et bien avant que la phyllidie ait accompli sa croissance, la cellule apicale perd ses caractères embryonnaires. Sa paroi s'épaissit pendant que ses vacuoles et ses chloroplastes se développent (Pl. II, fig. 4); en sorte qu'il est tout à fait impossible de continuer à lui attribuer la valeur d'une initiale. Le fait que la phyllidie continue néanmoins à s'accroître semble indiquer une activité multiplicatrice intercalaire ou basilaire succédant à l'activité multiplicatrice apicale et se substituant à elle.

Dans les cellules adultes, les chloroplastes se sont extrêmement développés. Ils sont grands et masquent en partie le contenu cellulaire, qui devient d'autant plus difficile à étudier. Néanmoins, dans les phyllidies encore jeunes, on peut distinguer un protoplasme granuleux formant des travées délicates entre les vacuoles très développées. Ces vacuoles, déformées par compression réciproque, se disposent autour du noyau, relativement plus petit que dans la cellule génératrice, mais de structure analogue. Dans les travées protoplasmiques rayonnant autour de lui, les chloroplastes sont déjà très distincts, mais n'ont pas encore atteint leurs dimensions définitives. On retrouve ici encore, et avec les mêmes caractères, les granulations intraprotoplasmiques déjà décrites ailleurs. L'action de l'eau iodée sur la cellule

phyllidienne met en évidence peu de détails nouveaux. Elle permet cependant de noter dans les chloroplastes adultes la présence de quinze ou vingt grains d'amidon de dimensions minimales et indépendants les uns des autres.

Rhynchostegium Megapolitanum (Pl. II, fig. 5). — Lorsque la cellule a achevé son développement, elle est fusiforme et ne renferme plus qu'un petit nombre de vacuoles disposées en chapelet. Celles dont le diamètre n'excède pas la largeur de la cellule sont parfaitement rondes. Les autres subissent une déformation purement mécanique et s'étirent dans le sens de la cellule. A ce stade, la coloration par le rouge neutre ou le violet neutre s'effectue presque à coup sûr, alors qu'elle n'a jamais lieu dans les cellules de feuilles plus jeunes appartenant au même bourgeon et examinées dans les mêmes conditions. D'ailleurs, même dans les cellules adultes, toutes les cellules n'ont pas pour le colorant la même affinité. Certaines ne se colorent pas, ou du moins se colorent avec une extrême lenteur. Dans tous les cas, celles qui se colorent ne sont jamais isolées, mais forment des plages plus ou moins étendues. Il faut enfin noter que, dans une cellule donnée, les vacuoles ne se colorent pas toutes avec la même intensité. Les plus petites sont les plus chromaffines et apparaissent souvent avec une coloration d'un rouge noir, tandis que les plus grandes sont à peine teintées en rose.

La liqueur iodo-iodurée met facilement en évidence dans les chloroplastes de la cellule adulte un ou plusieurs grains d'amidon de dimensions toujours minimales.

Le noyau complètement entouré par les chloroplastes est très difficilement visible. Le protoplasme est réduit à une mince pellicule revêtant les divers constituants de la cellule. Aussi est-il très difficile de préciser si les granulations précédemment visibles existent encore et sous quel aspect.

2. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de REGAUD). — *Hypnum fluittans* (Pl. III, fig. 2). — Les phyllidies les plus jeunes sont composées d'une ou de deux cellules dont le protoplasme homogène renferme des vacuoles arrondies d'assez grandes dimensions plus claires sur le fond protoplasmique vert, des

mitochondries peu nombreuses et des chloroplastes fortement colorés en rouge ne dépassant pas en dimensions ceux que l'on rencontre dans la cellule génératrice de l'axe. Le noyau, analogue à celui de cette dernière cellule, est néanmoins plus petit et renferme un nucléole relativement moins gros.

Dans les cellules appartenant à des phyllidies plus âgées, les chloroplastes plus gros présentent en leur centre un grain d'amidon incolore indiquant que l'amylogénèse s'accomplit.

Rhynchostegium Megapolitanum (phyllidie jeune) (Pl. IX, fig. 15). — Le protoplasme hyalin est légèrement coloré en vert et creusé de vacuoles arrondies, petites et néanmoins peu nombreuses. Les éléments fuchsinophiles sont ici moins différenciés que chez *Hypnum fluitans*. On reconnaît un enchevêtrement assez dense de grains et de bâtonnets sinueux et généralement courts. Tous ces éléments sont isodiamétriques et, leur forme mise à part, absolument semblables. Très rarement, certains présentent un léger renflement dont la région centrale est incolore. Le noyau, de grandes dimensions, renferme un nucléole central coloré en rose pâle.

Toutes les cellules de la même phyllidie sont à peu près de la même dimension et de constitution identique. La cellule apicale se distingue des autres par sa position et non pas par sa structure, ce qui permet difficilement de lui attribuer la valeur d'une génératrice.

Hylocomium splendens (Pl. IV, fig. 5). — La phyllidie décrite ici appartient à l'involucre entourant les archégones. Sa constitution est un peu différente de ce que nous avons vu jusqu'à présent. En effet, quoique adulte, toutes les cellules qui la constituent n'ont pas la même structure cytologique. Une coupe longitudinale montre, en effet, une cellule apicale à chloroplastes rares et petits, alors que les cellules éloignées du sommet présentent un abondant matériel chloroplastique.

Il ne semble pas indiqué d'interpréter les premières comme un système générateur apical. En effet, le noyau et son nucléole ont des dimensions normales, et les vacuoles rayonnant autour de lui sont aussi nombreuses et aussi développées que dans les autres cellules. Il paraît plutôt que les

phyllidies entourant les organes femelles, et destinées à remplir une fonction protectrice, perdent en partie la fonction assimilatrice qui leur était primitivement dévolue.

3. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de CHAMPY). — *Hypnum fluitans* (Pl. IV, fig. 1 ; Pl. III, fig. 1). — Ici, comme dans les préparations obtenues par les diverses méthodes utilisées dans ce travail, chaque phyllidie a à peu près la même constitution cellulaire que l'axe au niveau où elle s'insère. Les phyllidies les plus inférieures renferment donc des chloroplastes amylières, tandis que les supérieures, qui sont aussi les plus jeunes, en sont toujours privées.

Chez *Hypnum fluitans*, les coupes non colorées (Pl. IV, fig. 1) permettent de reconnaître dans les plus jeunes phyllidies des granulations noires se détachant nettement sur le fond cytoplasmique à peu près incolore. Elles sont identiques à celles qui ont été décrites dans la région apicale de l'axe et, comme dans l'axe, disparaissent dans les cellules plus âgées. Elles sont totalement absentes dans les phyllidies adultes.

La fuchsine acide met en évidence dans la phyllidie jeune (Pl. III, fig. 1) des chloroplastes fusiformes plus gros et plus trapus, mais moins allongés que ceux de la cellule apicale de l'axe dont ils dérivent. On suit d'ailleurs pas à pas l'évolution de ces derniers vers la forme adulte, et on voit apparaître, au sein de leur substance, des grains d'amidon d'autant plus abondants et développés que la cellule considérée est plus âgée.

Les grains fuchsinophiles décrits dans la cellule apicale se retrouvent ici avec un aspect analogue, mais ils sont moins nombreux.

§ III. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Les recherches exposées ci-dessus confirment le fait, mis en évidence depuis longtemps déjà (NÆGELI [1845]), que la phyllidie dérive d'une initiale unique. Elles montrent aussi, comme on pouvait s'y attendre, que les cellules phyl-

lidiennes évoluent du type embryonnaire vers le type adulte. Mais surtout elles apportent une contribution à la discussion de deux points controversés.

La question de l'existence chez la phyllidie des Mousses d'une cellule génératrice apicale a été depuis longtemps et très longuement débattue. Je ne reviendrai pas sur un exposé historique excellemment mis au point par POTTIER [1921] (1). Il me suffira de rappeler ici les résultats auxquels j'arrive.

Chez *Mnium punctatum*, la cellule apicale, plus grande que les autres, présente des caractères embryonnaires qui l'en distinguent nettement. Ses vacuoles petites, ses chloroplastes minimes et sans amidon, son gros noyau et la disposition en chevron des cellules voisines amènent à la considérer comme une génératrice. Mais d'assez bonne heure, et bien avant que la phyllidie ait accompli sa croissance, cette cellule apicale épaissit ses parois, son rapport nucléo-protoplasmique diminue, ses vacuoles devenues plus grandes rayonnent autour du noyau puis le rejettent à la périphérie; ses chloroplastes grossissent et produisent de l'amidon, en sorte qu'il est impossible de lui attribuer plus longtemps une fonction incompatible avec sa structure.

Chez *Rhynchostegium Megapolitanum*, au contraire, les cellules phyllidiennes ont toutes, dès les premiers stades, une structure identique, ce qui écarte évidemment l'idée d'un accroissement strictement apical.

Il semble donc, *a priori*, qu'il existe pour la phyllidie des Mousses deux modes bien distincts d'accroissement. Peut-être cependant n'y a-t-il pas entre ces deux processus une aussi grande différence qu'on pourrait le supposer. En effet, dans l'un et l'autre cas, la phyllidie débute par une initiale unique, qui, au moment où elle se divise pour la première fois, est à la fois apicale et génératrice. Et, cette interprétation étant admise, le développement de la phyllidie des Mousses répondra simplement au schéma général d'un accroissement diffus succédant à un accroissement terminal, avec cette réserve que cette dernière période, caractérisée par la présence

(1) P. 1-19.

d'une génératrice, peut, selon les espèces, ou bien se manifester durant un temps plus ou moins long, ou bien se réduire à la première division de l'initiale.

Un deuxième point encore discuté est celui de l'origine des vacuoles. Les opinions contradictoires émises à leur sujet peuvent se classer en deux catégories, selon qu'elles admettent ou non une néoformation. L'ensemble des observations réalisées ici paraît plutôt favorable à cette théorie.

Je noterai simplement pour mémoire le fait que je n'ai observé aucune bipartition vacuolaire. Ce n'est pas là, en effet, un argument décisif, le moment précis où la vacuole se partage ayant pu m'échapper. Mais la présence simultanée dans une même cellule de vacuoles, diversement affines pour le rouge neutre et dont les plus petites se colorent avec le plus d'intensité, ne peut guère s'expliquer que par l'existence, à des concentrations diverses dans ces vacuoles, d'une même substance fixant électivement le colorant, les vacuoles les plus petites contenant cette substance à l'état de concentration maxima. Ces faits sont exactement superposables à ceux que GUILLIERMOND [1925] a mis en évidence chez les Champignons, où ils se traduisent par des images analogues. Aussi est-il assez indiqué d'adopter ici l'explication proposée par ce savant à propos du cas étudié par lui. « Le cytoplasme sécréterait une substance colloïdale (dans le cas des Champignons, ce serait la métachromatine), non miscible avec le cytoplasme, et qui se déposerait en son sein sous la forme de corpuscules de consistance semi-fluide. Ces corpuscules, par leur pouvoir d'absorber de l'eau, se gonfleraient, puis se transformeraient peu à peu en vacuoles liquides (1). »

La présence de vacuoles de faible diamètre et néanmoins peu colorées qu'on serait tenté d'interpréter comme résultant de la fragmentation de grandes vacuoles déjà abondamment hydratées n'est pas en désaccord avec cette théorie. En effet, ces vacuoles, bien que petites relativement à leurs voisines de même coloration, peuvent cependant avoir une destinée

(1). P. 228.

parallèle et une origine identique à partir d'une masse moins importante de substance, la coloration identique traduisant une concentration identique chez des vacuoles dont l'inégale grandeur est due simplement aux dimensions variables des corpuscules de substance déposés dans le cytoplasme et qui sont à leur origine.

Il n'est pas d'ailleurs impossible que les vacuoles, une fois formées, se fragmentent. Cela peut arriver en particulier lorsqu'il s'agit d'une cellule âgée et à vacuoles grandes reprenant à un moment donné une activité génératrice. Mais ce n'est évidemment pas le cas pour la cellule phyllidienne définitivement fixée dans sa forme et dans son rôle physiologique.

L'évolution du chondriome répond trait pour trait à ce qui se passe dans l'axe. Le stade adulte réalisé ici encore par des plastes amyliifères et des grains dérive d'un ensemble moins différencié qui répond soit au type *plaste + mitochondrie*, soit au type *chondrioconte + mitochondrie*. Les conclusions à tirer d'une telle évolution ont été exposées et discutées dans le chapitre précédent. Il est inutile d'y revenir.

Les granulations graisseuses présentes dans les phyllidies jeunes disparaissent rapidement. C'est là encore un fait commun aux cellules de la phyllidie et à celles de l'axe. Il admet, dans l'un et l'autre cas, la même explication.

CHAPITRE IV.

Premiers stades de l'anthéridie (jusqu'à la différenciation de l'assise pariétale).

§ I. — HISTORIQUE.

W.-P. SCHIMPER [1848] paraît être le premier qui suivit l'évolution de l'anthéridie. Il reconnut son origine unicellulaire (1) et nota la présence de chloroplastes dans la cellule initiale (2).

LEITGEB [1868*b*] décrivit minutieusement le développement de l'anthéridie chez *Funaria*, mais, comme à son habitude, il fit totalement abstraction du contenu cellulaire. On peut retenir cependant cette indication, que la première anthéridie formée a pour cellule initiale la cellule génératrice apicale de l'axe elle-même (3). Nous connaissons par ailleurs la constitution cytologique de cette cellule.

Les auteurs, nombreux cependant, qui s'occupèrent de la spermatogenèse des Mousses négligèrent les tout premiers stades, et leurs descriptions commencent en général au moment où l'assise pariétale de l'anthéridie est différenciée.

SAPÉHIN lui-même [1913*a*] ne vit pas la cellule initiale proprement dite. Le premier stade qu'il signale correspond à un « trichome » pluricellulaire. Il y reconnaît de nombreux « plastides » (4).

§ II. — RECHERCHES PERSONNELLES.

Chez toutes les Mousses, l'anthéridie dérive d'une cellule appartenant à l'assise superficielle de l'axe. Cette cellule est située, avec un nombre plus ou moins grand de cellules

(1) P. 53.

(2) P. 86.

(3) P. 526.

(4) P. 15.

semblables, au niveau d'un bourgeon terminal. Dans ce dernier cas, et lorsque les anthéridies formées sont nombreuses, l'extrémité de l'axe s'élargit en un plateau discoïde plus ou moins développé. Il est commode de s'adresser à un genre présentant ce groupement terminal. Le choix des plantes mâles est en effet beaucoup plus facile. De plus, la production des anthéridies appartenant à un même axe n'est pas simultanée, mais successive, en sorte qu'une préparation réalisée aux dépens d'un seul individu présente le plus souvent tous les stades d'évolution de ces organes.

Chaque cellule destinée à donner une anthéridie se renfle en une papille dont la partie distale s'isole par une cloison transversale. La cellule apicale ainsi formée fonctionne un certain temps comme initiale, distribuant de part et d'autre un certain nombre de segments cunéiformes, successifs et superposés. Sitôt formé, chacun de ces segments évolue pour son propre compte, donnant immédiatement deux cellules, l'une superficielle qui appartiendra à la paroi de l'anthéridie, l'autre profonde, qui évoluera en tissu spermatogène.

Lorsque la cellule génératrice a donné le nombre de segments définitif, d'ailleurs variable pour une même espèce, et, à ce qu'il semble, en rapport avec la vitalité de l'individu, elle isole à son tour une cellule pariétale superficielle et évolue comme les segments auxquels elle a donné naissance.

1. MATÉRIEL VIVANT. — L'observation vitale est très facile à réaliser. Lorsque les anthéridies sont groupées au sommet de l'axe, le procédé le plus simple consiste à pratiquer dans le disque terminal des coupes longitudinales aussi minces que possible. A cet égard, le microtome de RANVIER peut rendre de grands services. Les coupes ainsi obtenues sont montées soit dans l'eau, soit dans un liquide isotonique, soit dans une solution appropriée de colorant.

Mnium spinosum (Pl. I, fig. 4). — Le plateau terminant l'axe est formé de cellules qui toutes, à des degrés divers, renferment des chloroplastes fusiformes présentant un aspect composé dû à la présence dans leur masse de plusieurs grains d'amidon. L'une de ces cellules se renfle en une papille légère

dans laquelle le noyau devient plus apparent. A ce moment, à côté de chloroplastes demeurés inchangés, se voient des granulations intracytoplasmiques plus ou moins réfringentes, dont les plus grosses, colorées en vert, paraissent constituer un terme de passage entre les chloroplastes et les plus petites de ces granulations. Les vacuoles sont faciles à colorer par le rouge neutre. Elles sont tantôt peu nombreuses, ayant l'aspect irrégulier de plages colorées s'insinuant entre les éléments figurés de la cellule, tantôt très abondantes et parfaitement sphériques. Dans ce dernier cas, toutes les vacuoles d'une même cellule prennent, par le rouge neutre, une teinte à peu près identique, ne présentant jamais, d'une vacuole à l'autre, les différences d'intensité indiquées dans les cellules phyllidiennes. Sans doute les vacuoles peu nombreuses et à caractères adultes de la cellule initiale se fragmentent-elles en éléments plus petits qui se répartissent également dans les cellules filles. Cette répartition commune à tous les constituants cytoplasmiques n'est vraisemblablement, au moins en ce qui concerne les vacuoles, qu'un phénomène purement passif dépendant du phénomène plus général de la cytodiérèse, qui entraîne également une déformation mécanique du vacuome initial. L'aspect irrégulièrement réticulé que présente ce dernier pendant un temps très court est le prélude du morcellement vacuolaire réalisé peu après.

Mnium punctatum (Pl. I, fig. 5 et 6). — L'initiale anthérienne se présente avec des caractères analogues. La seule différence à noter est le nombre plus grand des grains d'amidon inclus dans les chloroplastes. Il est possible que ce nombre plus grand réponde non pas à des structures spécifiquement différentes, mais simplement à des conditions physiologiques diverses.

Dans cette cellule, qui va bientôt se diviser en deux par une cloison transversale, se retrouvent encore des granulations intracytoplasmiques plus ou moins réfringentes et des vacuoles arrondies.

Pendant que la cellule se divise (Pl. I, fig. 5), les chloroplastes se divisent aussi, chacun des chloroplastes-fils empor-

tant avec lui un lot plus ou moins nombreux de grains d'amidon, en sorte qu'au bout de peu de temps un certain nombre de chloroplastes ne renferment plus qu'un seul de ces grains. Ces chloroplastes ne sont pas également répartis. Les formes composées sont surtout abondantes dans les cellules basales, tandis que les formes simples, en rapport avec une division active de ces éléments et de la cellule qui les renferme, se trouvent surtout dans la cellule apicale, dont ils précisent la fonction génératrice déjà indiquée par un volumineux noyau.

Cette cellule apicale détache au niveau de sa base une série de segments successifs alternes et obliques (Pl. II, fig. 6), constituant ainsi un massif cellulaire dont le sommet est constamment occupé par la portion distale de la cellule apicale. Cette cellule joue donc le rôle de cellule génératrice. Elle en a d'ailleurs les caractères. Son noyau est gros ; ses vacuoles sont petites et optiquement vides. Ses chloroplastes sont de plus en plus réduits, et les plus petits d'entre eux se confondent avec les granulations cytoplasmiques présentes avec leur aspect ordinaire. Ces caractères disparaissent d'ailleurs rapidement. Lorsque le massif anthéridien a acquis sa longueur définitive, la cellule génératrice se divise comme les segments auxquels elle a donné naissance. La cellule-fille interne devient spermatogène. L'autre demeure apicale, mais reprend une structure normale et ne se distingue que par sa position des autres cellules pariétales.

2. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de REGAUD). — *Mnium spinosum* (Pl. IV, fig. 3). — L'anthéridie jeune est de forme ovoïde. Elle est constituée par un petit nombre de cellules formées d'éléments identiques, mais dont la quantité et la disposition varient quelque peu de l'une à l'autre. La cellule apicale renferme un protoplasme de densité irrégulière. On y distingue facilement un noyau de grande taille se divisant activement, en sorte qu'il n'est pas rare de rencontrer des cellules binucléées. Les chloroplastes se groupent le plus souvent autour du noyau et s'appliquent fréquemment contre sa surface. Ils sont fusiformes, étroits, et la

majeure partie d'entre eux présentent une zone centrale claire correspondant à un grain d'amidon. A côté d'eux se voient des grains très chromophiles arrondis ou en courts bâtonnets et de dimensions quelque peu irrégulières. Il paraît légitime de les rapprocher des formations analogues décrites dans la cellule apicale de l'axe ; la même origine et la même destinée leur sont sans doute dévolues.

Les cellules basales de l'organe présentent des chloroplastes de plus en plus gros et dont la coque mitochondriale s'amincit peu à peu, comme distendue par le grain d'amidon qui en occupe la région centrale. Le protoplasme est de moins en moins dense à mesure qu'on s'éloigne du sommet, ce qui est sans doute dû à la présence de vacuoles plus développées. Les grains chromophiles décrits ci-dessus sont présents dans les cellules moyennes correspondant aux segments détachés de la cellule initiale. Ils y sont généralement de plus grandes dimensions, mais toujours inégaux entre eux. Ils paraissent plus rares et peut-être même totalement absents dans les cellules formant le pédicelle de l'organe.

Mnium punctatum (Pl. VII, fig. 7). — Ce stade, un peu postérieur à celui dont il vient d'être question, se présente encore sous l'aspect d'un massif cellulaire dont l'extrémité apicale est occupée par une cellule génératrice.

Celle-ci présente un noyau beaucoup plus volumineux et plus chromophile que ceux des cellules basales. Le nucléole, homogène et densément coloré, est auréolé par une zone plus claire que la zone nucléaire périphérique. Le protoplasme est assez compact. Il présente néanmoins des régions plus claires correspondant sans nul doute à des vacuoles de dimensions médiocres déformées par le fixateur. Les chloroplastes sont allongés en fuseaux étroits. Ils renferment tous un grain d'amidon qu'ils revêtent d'une enveloppe chromophile épaisse. A côté d'eux se distinguent des grains peu nombreux, souvent géminés, et des bâtonnets courts et incurvés. Ceux-ci qui, dans certains cas, sont nettement moniliformes, sont dus sans aucun doute à l'alignement de grains préexistants, le long des travées protoplasmiques déterminées par les vacuoles.

Ces dernières augmentent de volume à mesure qu'on s'éloigne du sommet, et il en est de même pour les chloroplastes. Le protoplasme, comprimé entre les éléments figurés de la cellule, forme des parois d'une extrême délicatesse doublées par la coque très amincie des chloroplastes contre lesquels il s'étend. Il est tout à fait impossible de distinguer des éléments fuchsinophiles analogues à ceux des cellules moins différenciées. S'ils existent, ils sont, en raison même de la disposition des éléments cellulaires, étroitement appliqués contre les enveloppes mitochondriales des chloroplastes et, à cause de leur coloration identique, se confondent avec elles. Leur présence, cependant probable, ne saurait donc être affirmée absolument.

Mnium affine (Pl. VII, fig. 2). — Le stade décrit ici termine la première période de développement de l'anthéridie. Il présente sept segments détachés de la cellule apicale, qui a encore tous les caractères d'une cellule génératrice (noyau volumineux à gros nucléole et chloroplastes fusiformes de dimensions réduites). Cependant la partie inférieure de l'anthéridie a déjà individualisé une assise pariétale et, si l'on examine successivement du sommet vers la base les segments issus de la cellule génératrice, on y reconnaît toute la série des images dont l'aboutissement est la différenciation d'une région superficielle et d'une région profonde.

Les éléments déjà décrits dans les stades précédents se retrouvent ici avec des modalités quelque peu différentes. Toutes les cellules profondes qui évolueront pour donner les éléments mâles ont une constitution à peu près identique. Le protoplasme est assez dense. Il présente des vacuoles petites et nombreuses et renferme des grains mitochondriaux assez abondants. Ces chloroplastes perdent leur aspect fusiforme et résorbent peu à peu leur amidon, s'étirant parallèlement à la surface du noyau qu'ils coiffent au niveau de deux pôles opposés. Cette disposition polaire des chloroplastes paraît en rapport avec la division de la cellule. A peu près constamment, en effet, on les retrouve symétriquement disposés par rapport à l'emplacement qui a été ou qui sera occupé par la plaque équatoriale.

Les noyaux sont tous identiques. A peine peut-on noter une dimension relativement plus réduite pour les nucléoles appartenant aux cellules de la base, qui sont les premières formées et, par conséquent, les plus anciennes.

Les cellules pariétales, d'abord identiques aux précédentes, reprennent bientôt une structure adulte. Leurs vacuoles s'accroissent notablement, et leurs chloroplastes, régulièrement fusiformes, sécrètent un ou plusieurs gros grains d'amidon. Les mitochondries se retrouvent inchangées dans toutes ces cellules.

Un fait intéressant à noter est l'étiement des plastes qui se retrouve au niveau des cellules pariétales récemment formées. Cette déformation, dans le cas présent, se manifeste dès le deuxième segment à partir du sommet et avant que ce segment se divise à son tour en deux cellules, l'une profonde, l'autre pariétale. Elle se transmet aux cellules filles et persiste un temps assez long dans les cellules pariétales, où les chloroplastes ainsi modifiés forment des capuchons polaires répondant à l'égard des futures cinèses à la disposition que j'ai tout à l'heure indiquée.

Ainsi cet allongement des chloroplastes ne saurait être considéré comme une régression au sens propre du mot, ni comme une évolution unilatérale, mais comme une déformation peut-être purement mécanique, ne modifiant pas la substance elle-même du chloroplaste et pouvant, selon la destinée des cellules, ou s'interrompre ou progresser.

3. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de CHAMPY). — *Mnium punctatum*. — Dès les plus jeunes stades, les globules de graisse sont totalement absents. Ni dans la cellule initiale, ni plus tard dans la cellule génératrice, ni dans les cellules qui en dérivent, ne se retrouvent de grains osmiophiles correspondant à des corps gras. Dans certains cas seulement et chez des anthéridies âgées, les cellules de la base présentent dans leur protoplasme une poussière de grains osmio-réducteurs fort petits. Ces cellules sont abondamment vacuolisées, à noyau petit et à chloroplastes amylofères pluriloculaires. Ce sont là des caractères de cellule âgée, en rapport d'ailleurs

avec ce que nous savons de leur évolution. Aussi paraît-il légitime de considérer les grains osmiophiles apparaissant dans leur cytoplasme comme des produits de désintégration de ce dernier.

Funaria hygrometrica. — Les résultats obtenus chez cette espèce sont exactement superposables à ceux que je viens d'exposer à propos de *Mnium punctatum*. Il me paraît inutile de les répéter ici.

§ III. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

La première période de l'évolution de l'anthéridie, période décrite dans ce paragraphe, est caractérisée par la présence d'une cellule génératrice apicale issue de la cellule initiale de l'organe.

La cellule initiale est d'abord en tous points identique à celles qui l'entourent. Son noyau petit, ses vacuoles grandes et peu nombreuses, ses chloroplastes amylofères composés sont autant de caractères *adultes* qui se retrouvent aussi bien dans cette cellule que dans ses voisines. Le protoplasme renferme des granulations mitochondriales, mais pas de globules graisseux.

Cette cellule se renfle bientôt vers l'extérieur, puis, par une cloison transversale, détache à son sommet une cellule apicale qui deviendra génératrice et donnera le corps de l'anthéridie, tandis que la cellule basale donnera le pédoncule de cet organe. Aussitôt après, la cellule génératrice apicale commence à se diviser et forme une série de cloisons obliques en chevron, déterminant un nombre de segments variables, mais limité. Chacun de ces segments aussitôt formé se divise en deux cellules, l'une externe pariétale, l'autre interne spermatogène, et la cellule apicale, cessant d'être génératrice, en fait autant. Ainsi, à ce stade, l'anthéridie est composée d'une assise superficielle et de quelques cellules centrales qui sont, par définition, les initiales spermatogènes.

Les grains mitochondriaux présents dans la cellule apicale se transmettent de cellule à cellule et se retrouvent dans tous les cas avec des caractères constants. La question de

leurs rapports avec le plastome se présente de façon assez analogue à ce que nous avons vu à propos de la cellule génératrice de l'axe. Mais il est possible de suivre de plus près la destinée des chloroplastes et de mieux comprendre leur évolution.

Les chloroplastes amyliifères présents dans la cellule initiale de l'organe commencent à se disloquer dès l'instant où elle se différencie du tissu voisin. Les grains d'amidon qu'ils renferment se séparent les uns des autres, isolant avec eux une petite quantité de la substance plastique. Cette « dislocation », surtout marquée dans la région distale, donne dès la première division, à la cellule apicale, des caractères embryonnaires plus accusés (chloroplastes petits et uniloculaires) en rapport avec ses fonctions génératrices.

Cette cellule apicale, devenue génératrice, acquiert une structure superposable à celle que j'ai décrite à propos de la cellule génératrice de l'axe. Ici encore, les formes intermédiaires entre les chloroplastes adultes et les grains mitochondriaux sont fréquentes. Elles admettent aisément l'interprétation que j'ai déjà proposée à leur sujet. D'après cette hypothèse, au moment où la cellule initiale devient génératrice, un certain nombre d'éléments chondriosomiques se transforment en chloroplastes, selon les besoins du moment et tant que la chose est nécessaire. Ainsi s'explique la présence, dans la cellule génératrice commençant à fonctionner, de formes intermédiaires aux mitochondries et aux plastes et de chloroplastes sans amidon, secondairement apparus. Ces diverses catégories d'éléments ne se forment plus, n'ayant plus aucune raison d'être, lorsque la cellule apicale de l'anthéridie cesse d'être génératrice. A ce moment, en effet, toutes les cellules de l'organe sont pourvues du matériel chloroplastique qui leur est nécessaire. Cette interprétation, en accord avec les faits exposés dans les autres chapitres, apporte une justification nouvelle à la théorie de l'interdépendance du plastome et du chondriome.

Les chloroplastes présents dans la cellule génératrice se transmettent de cellule à cellule et se retrouvent le plus souvent avec leurs caractères dans les segments détachés

de la cellule initiale. Mais quelquefois, dans ces segments même, la régression des chloroplastes, qui est de règle dans les cellules initiales spermatogènes, se manifeste de façon plus précoce. Ils s'étirent alors parallèlement à la surface du noyau et résorbent les minuscules grains d'amidon qu'ils peuvent encore contenir. Les cellules externe et interne résultant du recloisonnement d'un segment ainsi constitué ont une structure analogue ; mais, dans les cellules spermatogènes issues de la cellule profonde, les chloroplastes ne réapparaîtront pas, du moins avec leur valeur propre ; au contraire, ils se reforment bientôt dans les cellules pariétales, qui reprennent peu à peu l'aspect adulte classique (gros chloroplastes amylofères, vacuoles abondantes et petit noyau).

Parallèlement à cette évolution du plastome, le vacuome se modifie. Les vacuoles grandes et peu nombreuses de la cellule initiale se morcellent bientôt, et, lorsque cette cellule est sur le point de se diviser pour la première fois, ses vacuoles sont plus abondantes, plus petites et sensiblement irrégulières. Contrairement à ce qui se passe dans la phyllidie, leur coloration par le rouge neutre ne varie pas avec leur diamètre. Ce fait s'explique aisément. Dans le cas présent, il n'y a pas néoformation mais division. La concentration du suc vacuolaire, au moins dans cet instant qui suit la formation des vacuoles-filles, est donc la même pour l'ensemble des vacuoles, quelles que soient leurs dimensions.

Lorsque les cellules pariétales sont différenciées, les vacuoles comme les chloroplastes y reprennent une grandeur normale. Elles se réduisent au contraire, de plus en plus, dans les cellules spermatogènes. Elles y subsistent cependant, quoique avec des dimensions minimales, et gardent dans tous les cas leur forme sphérique.

Les globules de graisse sont absents, sauf, dans certains cas, au niveau des cellules basales de l'anthéridie. Ils s'y présentent alors comme une poussière de grains minuscules et paraissent devoir être considérés dans le présent cas comme un produit de désintégration bien plutôt que comme une substance de réserve.

CHAPITRE V.

Évolution du tissu spermatogène (de la cellule initiale spermatogène à la spermatide).

§ 1. — HISTORIQUE.

Malgré les nombreux travaux publiés à propos du tissu spermatogène des Mousses, les indications concernant l'évolution de ce tissu sont assez rares. Les plus anciens auteurs ne parlent du contenu anthéridien qu'au moment de son évacuation et lorsque les spermatozoïdes y sont déjà formés. Les travaux relativement récents seuls donnent quelques détails sur l'aspect cytologique des éléments spermatogènes.

ARENS reconnaît en 1907 chez *Polytrichum juniperinum* que les cellules spermatogènes sont quadrangulaires et remplies d'un protoplasme dense et granuleux (1). Le noyau présente un gros nucléole (*Kernkörperchen*) (2), et sa division s'effectue sans centrosomes (3). Toutefois, ces derniers apparaissent durant la dernière division, qui est diagonale (4).

En 1911, M. WILSON étudie la spermatogénèse de *Mnium hornum* et d'*Atrichum undulatum*. Il décrit la structure des cellules dans une anthéridie déjà âgée. Ces cellules sont cubiques (5) ou pentagonales (6). Elles se distinguent des cellules pariétales par l'absence de chloroplastes (7). Elles ont un gros noyau à nucléole nucléinien (7). Leur protoplasme est finement alvéolaire, mais non pas vacuolisé (8), et ne renferme aucune granulation colorable. Au moment de l'avant-dernière division, le nucléole s'étrangle et donne un corpuscule isolé (9). Il en est de même lors de la dernière

(1) P. 25.

(2) P. 25.

(3) P. 26.

(4) P. 27.

(5) P. 423.

(6) P. 433.

(7) P. 423 et 433.

(8) P. 423 et 434.

(9) P. 425.

mitose (1). Le corps ainsi formé ne passe pas dans le cytoplasme chez *Mnium* (2) ; au contraire, chez *Atrichum*, il quitte le noyau et gagne la périphérie de la cellule. Il fonctionnera plus tard comme blépharoplaste (3).

Les spermatides, d'abord carrées ou pentagonales, s'arrondissent bientôt (4). Le noyau est grand, à nucléole central (4). Le cytoplasme est finement alvéolaire et présente une ou quelques vacuoles (5). Il n'y a pas de granules cytoplasmiques (5). Dans aucun cas il n'y a de centrosome (4). Toutefois, l'auteur décrit au moment de chaque mitose (*Atrichum*), ou seulement des dernières (*Mnium*), un corpuscule issu du noyau, qu'il considère comme un centrosome régressé ne jouant aucun rôle dans l'élaboration des structures cinétiques (6).

ALLEN [1912] décrit l'évolution de l'anthéridie chez *Polytrichum juniperinum*. Il n'y a, dans les cellules spermatogènes, ni plastides ni grains d'amidon dès l'instant où la paroi anthéridiale est différenciée. A ce moment, le cytoplasme est réticulaire et un peu plus dense (7). Il renferme des « plaques kinoplasmiques » variables en épaisseur et irrégulières en contour (8), concaves vers le noyau qu'elles coiffent, et jouant durant les cinèses un rôle analogue à celui des centrosomes (9). Ces plaques polaires se fragmentent plus ou moins rapidement en grains kinoplasmiques (10) de valeur physiologique analogue (11). Ces grains se transmettent de cellule à cellule durant toute la période de développement du tissu. Ils sont peut-être (12) à l'origine du *central body*, que l'auteur trouve aux pôles du fuseau de la dernière division (13) et auquel il refuse une origine nucléaire (14).

WALKER [1913] reconnaît chez *Polytrichum formosum* des cellules initiales plus grandes que celles qui constitueront plus tard le tissu spermatogène (15). Elles renferment un cytoplasme finement granulaire contenant de nombreuses vacuoles de dimensions variables et des chloroplastes étirés

(1) P. 425 et 434.

(2) P. 425.

(3) P. 434.

(4) P. 427 et 434.

(5) P. 446.

(6) P. 447.

(7) P. 131.

(8) P. 132.

(9) P. 133.

(10) P. 134.

(11) P. 135.

(12) P. 151.

(13) P. 150.

(14) P. 151.

(15) P. 117.

que l'auteur interprète comme un stade de désorganisation (1) et qu'il identifie aux kinétoosomes d'ALLEN (2). Il y a, en outre, des granules colorés généralement entourés par un espace clair. Il n'y a pas de centrosomes durant les premières cinèses (3). Toutefois, dans les dernières divisions, les fibres fusoriales irradiant à partir d'un corpuscule centrosomoïde (4).

Pour SAPEHIN [1913a], les cellules initiales spermatogènes contiennent des chloroplastes. Ceux-ci ne se divisent pas en même temps que les cellules qui les renferment, de sorte que chaque cellule-fille renferme la moitié des plastides de la cellule-mère, jusqu'au moment où il n'en reste plus qu'un par cellule (5). Désormais, ce plastide se divisera en deux au moment de chaque bipartition cellulaire, chacun des plastides ainsi produits occupant un pôle du fuseau cinétique et accompagnant plus tard le noyau formé au niveau de ce pôle (5).

Dans une note ultérieure, le même auteur [1913b] signale des chondriosomes dans les cellules spermatogènes, mais il ne les figure pas dans son dessin (6).

WOODBURN [1915] ajoute peu de choses à ces détails. Il reconnaît dans le tissu spermatogène de *Mnium affine* des cellules un peu plus grandes que celles qui se trouvent dans l'anthéridie adulte. Leur protoplasme est homogène, finement granulaire, avec une tendance à la floculation (7). L'auteur a vu dans les cellules de la base des vacuoles plus marquées. Il attribue cet aspect à la lenteur que le fixateur met à atteindre cette région (7). Les fuseaux cinétiques ne présentent, au niveau de leurs pôles, ni corps ni plaques polaires (8).

§ II. — RECHERCHES PERSONNELLES.

1. MATÉRIEL VIVANT. — *Mnium punctatum* (Pl. I, fig. 7). — Les tout premiers stades de l'évolution du tissu spermatogène peuvent seuls être suivis vitalement. Rapidement, en effet, le nombre toujours croissant des couches cellulaires qui

(1) P. 117.

(2) P. 120, en note.

(3) P. 117.

(4) P. 122.

(5) P. 15.

(6) Pl. XIV, fig. 4.

(7) P. 445.

(8) P. 453.

constituent l'anthéridie enlève toute transparence à cet organe. On peut néanmoins arriver à découvrir l'instant précis où les cellules profondes, venant de s'isoler, commencent à évoluer dans un sens qui leur est propre. On peut alors y reconnaître, malgré l'écran formé par la couche cellulaire superficielle qui les enveloppe et qui les recouvre, un noyau très transparent et plus gros que celui des cellules de la paroi. Autour de ce noyau, les chloroplastes réfringents et nettement colorés en vert s'étirent et s'incurvent, prenant la forme de chondriocotes, dont l'aspect irrégulier et varié est dû à la présence de petits grains d'amidon destinés à disparaître.

Les stades ultérieurs ne sont pas justiciables de l'examen vital. L'anthéridie s'accroît, en effet, de plus en plus en épaisseur et finit par devenir opaque. Néanmoins, les procédés brutaux de dilacération et d'écrasement dont je parlerai dans le prochain chapitre permettent de reconnaître l'absence de chloroplastes et d'amidon dans les cellules spermatogènes.

2. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de REGAUD). — *Mnium spinosum* (Pl. IV, fig. 4 ; Pl. V, fig. 2 à 6). — Sitôt isolées des cellules pariétales, les cellules profondes s'en différencient notablement. Leurs chloroplastes s'étirent parallèlement à la surface du noyau, tandis que leur région centrale incolore, correspondant à un grain d'amidon, s'efface peu à peu. On a ainsi des filaments incurvés, sur la longueur desquels se distinguent des grains d'amidon en voie de résorption, donnant au filament un aspect moniliforme (Pl. IV, fig. 4). Lorsque ces grains sont définitivement résorbés, les chloroplastes ont l'aspect de chondriocotes réguliers qui se morcellent bientôt en courts fragments restant peu de temps alignés en chapelet (Pl. V, fig. 2), puis se disséminant dans le cytoplasme où rien désormais ne permet de les distinguer des granulations mitochondriales préexistantes (Pl. V, fig. 3 à 6).

Les nucléoles sont massifs et à peu près régulièrement arrondis dans les cellules initiales (Pl. IV, fig. 4). Dans les cellules constituant les dernières générations spermatogènes, ils sont plus petits par rapport au noyau qui les renferme, et

leur contour est très irrégulier (Pl. V, fig. 2 et 5). Souvent des fragments se détachent de leur masse, réalisant ainsi des noyaux à deux ou trois nucléoles dont l'un est souvent sensiblement plus grand que les autres (Pl. V, fig. 3, 4 et 6). Ils ne paraissent jamais sortir du noyau et émigrer dans le cytoplasme.

Cette diminution relative du nucléole par rapport au noyau s'accroît de plus en plus, et, au moment où la spermatide s'arrondit, le noyau ne présente plus dans sa masse aucune structure visible.

Mnium affine (Pl. V, fig. 1 ; Pl. VI, fig. 12 à 14 ; Pl. VII, fig. 2). — Les préparations colorées à l'hématoxyline donnent des images identiques à celles obtenues chez *Mnium spinosum*. Très rapidement, les chloroplastes disparaissent et les chondriocontes qui en dérivent se transforment en chapelets de grains qui persistent quelque temps incurvés parallèlement à la surface du noyau (Pl. V, fig. 1).

Les mêmes coupes, colorées par la fuchsine et le vert de méthyle, sont plus démonstratives. J'ai déjà noté, dans les cellules initiales spermatogènes, la transformation progressive des chloroplastes en éléments filamenteux. Ces chloroplastes accompagnent un gros noyau à nucléole très fuchsinophile. Ils se groupent le plus souvent à des pôles opposés du noyau, s'étirent et s'enchevêtrent les uns dans les autres et paraissent ainsi réaliser une calotte sphérique concave vers le noyau (Pl. VII, fig. 2).

Après avoir complètement résorbé les quelques grains d'amidon encore présents sur leur trajet, ils se fragmentent en granulations semblables à celles qui préexistaient dans les cellules (Pl. VI, fig. 12 et 13). Le stock mitochondrial tout à fait homogène ainsi réalisé se répartit à chaque division également dans chaque cellule-fille, manifestant jusqu'aux dernières divisions spermatogènes une polarité évidemment en rapport avec la situation des lignes de force cinétiques (Pl. VI, fig. 14).

Le protoplasme présente dans les premiers stades des cavités vacuolaires petites, nombreuses et très nettes (Pl. VII, fig. 2). Plus tard, la densité du chondriome empêche de les

voir aussi nettement. Cependant la répartition inégale des grains mitochondriaux, leur alignement en pseudochondriomites dans certaines régions et leur absence totale en d'autres laissent présumer la présence de vacuoles séparées par des travées protoplasmiques plus ou moins étroites (Pl. VI, fig. 12).

Le rapport nucléo-plasmatique augmente de façon sensible. Au contraire, le rapport nucléolo-nucléaire diminue. Il n'est pas sans intérêt de noter dès maintenant cette tendance, dont l'apogée manifestée dans le spermatozoïde se manifestera alors par un rapport nucléo-plasmatique tendant vers l'infini, et par un rapport nucléolo-nucléaire exactement égal à zéro.

Les nucléoles prennent par la fuchsine acide une teinte rouge vif assez analogue à celle du chondriome dans les mêmes préparations. Dans les cellules initiales spermatogènes, ils sont à peu près sphériques, et leur diamètre est égal au tiers ou à la moitié du diamètre nucléaire total. Dans les derniers stades, on rencontre souvent deux ou trois nucléoles (Pl. VI, fig. 12 et 14). Ils sont alors beaucoup plus petits.

Ces nucléoles, souvent unis et soudés entre eux, paraissent dériver par étranglement d'un nucléole unique (Pl. VI, fig. 13). Ils ne paraissent jamais s'évader du noyau, ni pénétrer dans le cytoplasme. Aucun élément extranucléaire ne peut, par ses dimensions, sa forme ou sa position, être identifié à un nucléole « extrus ». La « pulvérisation » des nucléoles paraît plutôt être en rapport avec leur disparition et, pour ainsi dire, leur fonte au sein du noyau qui, plus tard, est entièrement homogène.

Mnium punctatum (Pl. VI, fig. 1 à 4). — Ici encore, les chloroplastes ne persistent pas dans les cellules profondes, où l'on trouve par contre des chondriocentes sinueux et de diamètres quelque peu irréguliers. À côté de ces derniers, se voient des grains fuchsinophiles tranchant nettement sur la teinte verte du protoplasme et s'apparentant évidemment aux mitochondries signalées dans les premiers stades de l'anthéridie. On reconnaît enfin des vacuoles assez abondantes mais relativement petites creusées dans le protoplasme. Elles paraissent optiquement vides (Pl. VI, fig. 1 et 2).

Plus tard les chondriocontes se fragmentent et s'égrènent (Pl. VI, fig. 3), et, en fin d'évolution, les cellules ne renferment plus que des grains tous semblables, sans aucun caractère permettant de reconnaître leur origine différente. Ces grains se répartissent également dans les cellules résultant de divisions ultérieures, en sorte qu'à la fin des six ou sept divisions qui donnent les spermatides il ne reste plus dans chaque cellule qu'un matériel fuchsinophile peu nombreux. Les autres éléments cytoplasmiques se transmettant de cellule à cellule avec des caractères constants ; la spermatide est constituée par un protoplasme renfermant un noyau, une ou plusieurs vacuoles et des grains mitochondriaux (Pl. VI, fig. 4).

Les noyaux des spermatides sont sensiblement plus petits que ceux des cellules initiales. Ils sont néanmoins relativement gros par rapport à la cellule qui les renferme, et leur diamètre atteint souvent la moitié du diamètre de celle-ci (Pl. VI, fig. 4).

Les nucléoles sont bien visibles durant les premières générations cellulaires, mais ils ont des contours beaucoup moins nettement tracés que chez *Mnium affine*. Ils sont, en outre, moins fortement fuchsinophiles et prennent une teinte neutre, peu franche, bien différente de celle du chondriome.

Je n'ai pas assisté ici à un morcellement du nucléole. Peut-être son contour diffus et sa teinte particulière indiquent-ils un début de pénétration de la substance ambiante réalisant, comme dans le cas précédent, mais par un processus quelque peu différent, une homogénéisation du noyau (Pl. VI, fig. 3).

Le résultat est d'ailleurs le même chez l'une et l'autre espèce : le noyau, au moment où la spermatide commence à s'arrondir, est parfaitement homogène et coloré en vert (Pl. VI, fig. 4).

3. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de CHAMPY). — *Mnium affine*. — Comme je l'ai indiqué dans le chapitre précédent, aucune trace de corps gras ne peut être mise en évidence dans le tissu spermatogène à aucun moment de son évolution.

Les préparations non colorées ne permettent de déceler quelques grains osmiophiles que très rarement et dans des cellules sans rapport avec ce tissu. La fuchsine colore un noyau gros à périphérie densément granuleuse. Le centre en est plus clair et contient un nucléole arrondi et volumineux. Le protoplasme est sensiblement moins bien fixé que par la méthode de REGAUD. Les images, peu nettes, ne montrent pas aussi clairement que par cette méthode la transformation des chloroplastes en chondriocentes, puis en grains. Néanmoins il est facile de s'assurer que, après quelques divisions, le tissu spermatogène ne renferme plus de chloroplastes. Le protoplasme est creusé de vacuoles petites. Leur aspect est plus irrégulier ici que dans les préparations obtenues par la méthode de REGAUD, ce qui est sans doute dû à l'insuffisance du fixateur.

Funaria hygrometrica. — Cette espèce donne des images entièrement analogues à celles que j'ai décrites chez *Mnium punctatum*. Les préparations non colorées, entièrement dépourvues de grains osmiophiles, permettent d'affirmer l'absence de corps gras.

4. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de BATAILLON). — *Mnium affine* (Pl. VI, fig. 17 à 24). — Les cellules spermatogènes ont toutes une structure analogue, quelle que soit la génération à laquelle elles appartiennent. Leurs dimensions seules diffèrent. Elles sont, comme on pouvait s'y attendre, de plus en plus petites à mesure que les divisions spermatogènes s'effectuent. Elles présentent dans tous les cas un cytoplasme creusé de cavités petites, nombreuses, et polyédriques par compression réciproque (Pl. VI, fig. 17). Ces cavités sont certainement dues à l'action du fixateur. Elles ne ressemblent en rien aux vacuoles régulièrement sphériques mises en évidence par la méthode de REGAUD, et, si elles en dérivent, c'est après de telles transformations qu'on ne peut plus leur en attribuer la valeur. Les travées qui les séparent sont généralement homogènes et de couleur uniforme. Il arrive néanmoins assez souvent que des granulations nombreuses, colorées par la safranine et souvent

soudées en réseau délicat, se détachent sur le fond protoplasmique vert. Ces granulations se retrouvent, quoique avec une netteté moindre, dans les préparations colorées par l'hématoxyline. Elles sont alors colorées en noir intense sur le fond gris du protoplasme. Une différenciation plus poussée les décolore : aussi ne peut-on les interpréter autrement que comme des éléments mitochondriaux déformés par l'action du fixateur. Il est très important de retenir ce fait qui nous permettra plus tard d'en mieux comprendre d'autres.

Le noyau présente une substance fondamentale plus dense à la périphérie et un caryosome, seul coloré par la safranine, dont la dimension relativement au noyau décroît au cours du développement du tissu spermatogène. Il est toujours unique au moment où le noyau va se diviser.

La première indication qu'une mitose se prépare est fournie par une brusque augmentation de volume du caryosome, dont le diamètre, d'abord minime par rapport à celui du noyau (Pl. VI, fig. 18), arrive à en atteindre et à en dépasser la moitié (Pl. VI, fig. 19). Au cours de son accroissement, le caryosome devient variqueux. Sa surface, d'abord lisse, présente maintenant des tubérosités qui la rendent irrégulière, en sorte qu'il présente, au bout de peu de temps, l'aspect d'un peloton densément enchevêtré dont les anses épaisses et conrescentes correspondent précisément aux irrégularités de surface que je viens de signaler (Pl. VI, fig. 20). C'est là en réalité un spirème, bien qu'il ne présente jamais ici l'aspect délié observé dans les cinèses typiques.

Pendant que le caryosome subit ces transformations, la membrane nucléaire s'efface, le cytoplasme s'homogénéise et la portion achromatique du noyau se confond avec le reste de la cellule, au sein de laquelle le spirème se détache comme le seul élément figuré.

Le fuseau se manifeste alors. Il est formé de fibres plus denses et plus colorées que le cytoplasme avoisinant (Pl. VI, fig. 20). Ses pôles sont larges. Ils ne présentent ni coiffe, ni plaque, ni grains d'aucune sorte, et sont simplement indiqués par la terminaison à leur niveau des fibres du fuseau. Celles-ci, peu convergentes, réalisent par leur terminaison une surface

et non pas un point. Elles ne se prolongent pas au delà de cette surface et ne constituent jamais d'aster (Pl. VI, fig. 20 et 24).

Le fuseau se formant dans la direction d'un diamètre de la cellule et le caryosome se trouvant au centre de celle-ci, il en résulte que, dès l'abord, le spirème se trouve situé à l'équateur du fuseau. La suite de la cinèse répond au schème normal. Le spirème se fragmente en chromosomes qui répondent, à n'en pas douter, aux tubérosités nucléolaires décrites ci-dessus ; puis les chromosomes se séparent en deux paquets, qui se portent respectivement vers chaque pôle où les noyaux-fils se reconstitueront (Pl. VI, fig. 21).

La dimension minime des éléments étudiés ne permet pas de préciser s'il y a ou non clivage des chromosomes. Pour la même raison, leur nombre est difficile à compter. Il paraît néanmoins être égal à 8.

Lorsque la dernière division spermatogène est accomplie, le caryosome s'efface et disparaît. Mais il faut noter que sa disparition totale est précédée d'une transformation de sa substance. Il était en effet jusqu'à présent nettement coloré en rouge par la safranine (Pl. VI, fig. 22) ; il est maintenant coloré en vert (Pl. VI, fig. 23) et réalise, par conséquent, à proprement parler, un plasmosome, bien que, par sa situation et sa forme, il ne puisse y avoir de doute sur son identité. La présence, dans les cellules pariétales de l'anthéridie considérée, de caryosomes normalement colorés (Pl. VI, fig. 25) prouve évidemment qu'il ne saurait être question ici d'une différenciation trop poussée par le vert Lumière. Il faut simplement admettre qu'à un nucléole nucléinien succède un nucléole plasmatique, qui se confond plus tard avec la substance achromatique du noyau lorsque celui-ci s'homogénéise avant de s'allonger.

§ III. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

L'histoire du chondriome telle qu'elle ressort des recherches exposées dans ce chapitre est de la plus grande simplicité : comme on pouvait s'y attendre, le groupe des *Muscinées* présente des affinités non douteuses avec celui des *Ptérido-*

phytes décrit cytologiquement par EMBERGER [1921], et l'affirmation d'un début identique dans l'évolution spermatogénétique des *Archégoniates* n'est pas l'un des moindres résultats du présent travail.

Il n'est de ce fait en désaccord avec aucun de ceux qui le précèdent, si ce n'est avec celui de SAPEHIN [1913 *a* et *b*), dont l'importance est médiocre. L'absence dans le tissu spermatogène de chloroplastes et de grains d'amidon paraît en effet avoir été reconnue par M. WILSON dès 1911. Dans tous les cas, elle est expressément signalée par ALLEN [1912], qui observa sans aucun doute l'étiement des chloroplastes, leur groupement aux pôles du noyau et leur égrènement. Malheureusement, l'interprétation « centrosomienne » qu'il en donna s'inspira trop étroitement des idées alors en vogue, et il ne tira pas de son observation tout le parti qu'il était possible d'en tirer. Il paraît, d'ailleurs, assez peu ferme dans ses propres conclusions, puisqu'il admet qu'une étude soignée puisse jeter un jour tout à fait nouveau sur la nature réelle de ces structures protoplasmiques (1).

WALKER [1913] eut le très grand mérite d'en reconnaître la vraie valeur. Il suivit le premier les phénomènes de régression des chloroplastes au cours de la spermatogenèse, et, s'il est vrai qu'il les interpréta à tort comme des phénomènes de dégénérescence, il n'en mit pas moins en lumière un fait jusqu'alors ignoré.

L'erreur d'ALLEN s'explique d'ailleurs aisément. Les chloroplastes étirés ont en effet une tendance à se disposer de part et d'autre du noyau. Ils subissent, à n'en pas douter, l'influence de l'orientation cinétique de la cellule, et l'aspect qui leur est, de ce fait, imposé est une preuve nouvelle de la malléabilité de leur substance. Mais une autre déduction s'impose dont l'importance ne doit pas échapper. Les lignes de force cinétiques n'agissent pas seulement sur la substance nucléaire. La disposition des constituants cytoplasmiques en dépend aussi. La position des chloroplastes aux pôles du noyau est évidemment déterminée par des forces qui ne

(1) P. 166.

dépendent pas d'eux. Ils en subissent l'action. Pourtant, le moins qu'on puisse affirmer, c'est qu'ils ne jouent aucun rôle dans l'édification du fuseau. Ce déplacement passif des chloroplastes permet d'envisager un déplacement analogue des autres éléments figurés du cytoplasme, et tout particulièrement du chondriome. Ainsi, je crois, s'expliquent aisément les opinions divergentes émises au sujet de la présence des corps centraux. Selon la qualité de la fixation, selon le degré plus ou moins poussé de la différenciation, des éléments plus ou moins modifiés dans leur forme et appartenant vraisemblablement au chondriome se reconnaissent aux pôles du fuseau. Mais, — et l'emploi de techniques centrosomiques ne laisse pas place au doute, — il n'y a chez les Mousses pas plus de centrosomes que chez les végétaux supérieurs.

La déformation des chloroplastes précède la résorption des grains d'amidon inclus. Ces derniers se retrouvent répartis sur le trajet du chloroplaste étiré et devenu filamenteux. La chlorophylle, elle aussi, persiste dans les chloroplastes pendant leur allongement et se retrouve dans les chondriotes qui en résultent, ce qui est en accord avec les observations réalisées par GUILLIERMOND [1912] sur divers embryons végétaux. Mais, dans le cas décrit par cet auteur, il s'agit d'un processus inverse, et c'est dans les chondriosomes destinés à se transformer en chlôroplastés que la chlorophylle apparaît à un moment où leur forme est encore celle de petits bâtonnets (1).

Les difficultés inhérentes à l'observation vitale m'ont empêché de préciser l'instant où la chlorophylle disparaît complètement. Peut-être est-ce au moment où l'amidon se résorbe. Peut-être est-ce plus tard au cours de l'évolution du tissu spermatogène. Il est dans tous les cas certain que le corps mitochondrial présent dans la spermatide n'en laisse reconnaître aucune trace.

Le résultat définitif de la régression des plastés est la constitution d'un chondriome granuleux homogène, réalisé

(1) P. 87.

d'assez bonne heure, et se transmettant de cellule à cellule pendant les dernières générations spermatogènes.

Ces grains ont manifestement une double origine. Ils dérivent à la fois du chondriome granuleux et du plastome présents côte à côte dans les cellules initiales spermatogènes. Ils sont cependant identiques, et ni par leur morphologie, ni par leurs réactions microchimiques, il n'est possible de les départager en deux catégories distinctes. Nous verrons plus loin que cette similitude va, en réalité, jusqu'à une identité de substance. Il suffira de retenir pour l'instant la présence dans la spermatide d'un stock mitochondrial homogène, sans chloroplastes et sans amidon.

Les vacuoles régressent elles aussi et, sans doute par une fragmentation parallèle à la division des cellules, reprennent des dimensions très petites. Elles apparaissent au sein du protoplasme comme des cavités incolores creusées dans sa substance et toujours sphériques, du moins dans le matériel fixé.

Aucun élément osmio-réducteur ne peut être mis en évidence dans le tissu spermatogène. Malgré le métabolisme actif dont il est le siège, — ou peut-être à cause de cela, — aucune substance grasse ne s'y concrétise sous un aspect figuré.

Ainsi, en ce qui concerne son cytoplasme, l'évolution du tissu spermatogène paraît consister dans un retour à l'état embryonnaire d'éléments déjà hautement différenciés. D'une cellule initiale répondant au schème normal de la cellule végétale typique dérive en effet toute une série d'éléments de plus en plus petits et de moins en moins complexes, aboutissant en définitive à la formation d'une spermatide réduite à la structure cytoplasmique la plus simple, c'est-à-dire constituée par un protoplasme peu vacuolisé, renfermant quelques grains mitochondriaux. Le cytoplasme, en se réduisant ainsi à un protoplasme presque pur, paraît, en quelque sorte, régresser jusqu'à un état aussi peu différencié que possible pour repartir et évoluer ensuite dans un sens différent.

Le noyau subit lui aussi d'importantes modifications. La manifestation la plus évidente de cette évolution est une

augmentation notable de son volume par rapport à celui de la cellule qui le contient. Cet accroissement du rapport nucléocytoplasmique au cours de la spermatogenèse est d'ailleurs la règle, et je n'y reviens que pour mémoire. Mais sa structure intime varie également.

J'ai déjà décrit le noyau des cellules initiales spermatogènes. Il est régulièrement sphérique et présente un nucléole nucléaire ou caryosome, qui résume toute sa substance chromatique. Au cours de la spermatogenèse, ce caryosome diminue et s'efface, en sorte que, tandis que le rapport nucléocytoplasmique tend vers l'infini, le rapport nucléolo-nucléaire tend vers zéro.

Cette disparition est généralement précédée d'une fragmentation. Aussi les derniers stades présentent-ils souvent des caryosomes multiples. Dans ce cas, ces derniers sont petits, et leur masse totale, relative au volume du noyau, est toujours inférieure à celle du ou des caryosomes présents dans les générations spermatogènes antérieures.

Ce phénomène, exactement décrit (1) et figuré (2) par M. WILSON [1911], fut interprété par lui comme une « extrusion » de chromatine donnant naissance au blépharoplaste et à la « limosphère ». WALKER [1913] reconnut lui aussi un étranglement du caryosome (3) et admit également une émission de chromatine extranucléaire (4).

Cette interprétation erronée s'explique aisément. Le caryosome disparaît sans laisser de reliquat chromatique dans la cellule, — et à ce sujet les préparations colorées par la safranine sont péremptoires ; — mais, par contre, dans les préparations insuffisamment différenciées, le chondriome demeure fréquemment coloré par les colorants nucléaires. Et c'est, sans conteste possible, ce chondriome plus ou moins défiguré qui fut pris pour de la chromatine « extruse ». Le destin attribué à cette dernière (formation d'une limosphère ou d'un *Nebenkörper*) correspond trop étroitement au destin du

(1) P. 425 et 434.

(2) Pl. XXXVII, fig. 4, 6-8, 17, 26 ; Pl. XXXVIII, fig. 51-55.

(3) Pl. XIV, fig. 29, 30.

(4) P. 123.

chondriome pour qu'il soit permis de mettre en doute leur identité.

Quelle que soit d'ailleurs la façon dont les choses évoluent, la spermatide, en fin d'évolution, présente un noyau homogène. Cette homogénéisation du noyau paraît être un fait constant. Elle a été, sinon expressément décrite, du moins figurée par la plupart des auteurs précités. Ceux mêmes qui, comme ALLEN [1912], donnent au noyau une structure réticulée persistant dans la spermatide constatent néanmoins l'abolition du nucléole présent dans les premiers stades.

La figure 2 d'ARENS [1907] est elle aussi très explicite. On n'y retrouve aucune trace du volumineux nucléole figuré dans les stades précédents (1). Il est vrai que la figure 2 correspond, d'après son auteur, à un stade déjà avancé de l'évolution de la spermatide. Mais c'est dès sa formation que WOODBURN [1913] dessine chez *Mnium affine* un noyau régulièrement granuleux (2) se colorant de façon homogène (3).

M. WILSON [1911], dans des préparations obtenues par des techniques qui mettaient parfaitement en évidence le nucléole et sa fragmentation, signale explicitement sa disparition (4) et son absence (5) dans les spermatides d'*Atrichum*. Au même stade, il reconnaît chez *Mnium hornum* un noyau homogène (6).

Cette homogénéisation nucléaire, qui se retrouve sous une forme peu différente dans la spermatogénèse animale, réalise l'aspect définitivement acquis par le noyau après la dernière cinèse spermatogène. Elle termine l'évolution morphologique du noyau quiescent. Mais il faut ajouter quelques détails touchant la caryocinèse.

Le caryosome résume, comme nous l'avons vu, toute la substance nucléaire chromatique. Il est, dans tous les cas, unique et s'accroît en volume de façon brutale pendant que la membrane nucléaire disparaît. Cet accroissement n'est pas dû à un apport de substance préexistant ailleurs. Il se fait sur place par une élaboration *in situ* de matériel néo-

(1) Fig. 9 et 10.

(3) P. 449.

(5) P. 436.

(2) Pl. XXI, fig. 11.

(4) P. 435.

(6) P. 432.

formé. Le caryosome ainsi hypertrophié se transforme en un spirème trapu et dense qui donne par fragmentation des chromosomes en courts bâtonnets.

C'est donc là, à proprement parler, une « caryosphère » telle qu'elle est définie par E. B. WILSON [1925] (1) ; le fait n'est pas rare chez les animaux. J'en rappellerai quelques exemples (2).

HARTMANN, dans l'œuf d'*Asterias glacialis*, montre que la chromatine se condense en une sphère homogène d'où naissent plus tard les chromosomes (3). GUNTHER voit chez les Échinodermes une condensation analogue des chromosomes donnant naissance à un caryosome homogène (4), et SCHAXEL décrit également une fusion des chromosomes en un nucléole nucléinien unique (5).

Ce sont là des faits en accord avec celui que je viens de décrire, mais en désaccord avec l'idée de la continuité génétique des chromosomes. D'autres paraissent, au contraire, venir à l'appui de cette théorie.

Pour JORDAN, par exemple, les chromosomes se groupent autour du nucléole et se soudent à sa surface (6). Pour VEJDOWSKY, les chromosomes, quoique très condensés, ne disparaissent pas (7) et, pour BROWNE, ils demeurent individualisés dans la caryosphère (8).

Les observations de même ordre sont plus rares chez les végétaux, mais, de mon point de vue, singulièrement plus importante. Le travail de MEUNIER [1888] sur les *Spirogyra* est d'autant plus intéressant que ses dessins (9) se superposent aux miens de façon frappante. Tout d'abord, soumettant à divers réactifs le noyau de la Spirogyre, il conclut qu'il n'y a pas de nucléine ailleurs que dans le nucléole (10).

(1) P. 93.

(2) Je cite d'après LUBOSCH [1913] et E. B. WILSON [1923].

(3) LUBOSCH, p. 295.

(4) LUBOSCH, p. 295.

(5) LUBOSCH, p. 296.

(6) LUBOSCH, p. 296.

(7) E. B. WILSON, p. 353.

(8) E. B. WILSON, p. 353.

(9) Pl. II.

(10) P. 375.

Ce nucléole est donc, comme chez les Mousses, une caryosphère. L'identité est poussée plus loin. MEUNIER note en effet que la substance chromatique du nucléole peut augmenter de volume, et non pas par un apport de substance étrangère, mais par une élaboration « actuelle » faite « sur place » (1). Le nucléole ainsi constitué fournit à lui seul toute la nucléine de la plaque nucléaire (2), et la nucléine des couronnes polaires se condense tout entière au niveau des nucléoles fils (3).

Je n'ai pas besoin de souligner à nouveau le parallélisme absolu qui se manifeste entre la description de MEUNIER et la mienne. En un point cependant, nos observations divergent. Pour lui, le nucléole des Spirogyres n'est pas une masse amorphe. « Il reproduit fidèlement dans ses traits essentiels la structure des noyaux les plus parfaits (4). »

Cette assertion surprend d'autant plus que l'auteur reconnaît sur le vivant un nucléole homogène (5). C'est secondairement, sous l'action de réactifs divers (alcool, acide acétique ou acide chromique) (6) que se manifeste la structure interprétée comme nucléaire (7).

Une telle description évoque inévitablement l'idée d'un *artefact*. Mais une structure artificielle de cette sorte avait de grandes chances d'être prise en considération par son auteur. Elle lui permettait, en effet, d'homologuer (8) son nucléole aux « nucléoles-noyaux » conçus par CARNOY [1884] (9) ; et, sans doute, l'idée alors courante dans l'entourage de ce savant ne fut pas sans influence sur l'interprétation adoptée par son disciple.

Il est sans doute téméraire de ma part de hasarder ici une opinion sur un phénomène que je n'ai pas personnellement étudié. Il me paraît pourtant difficile d'attribuer à ce nucléole une constitution nucléaire. Une telle interprétation aurait pour conséquence dernière d'admettre, comme le proposait HENNEGUY [1896] (10), la valeur nucléaire absolue de ce prétendu nucléole-noyau.

(1) P. 385.

(2) P. 380.

(3) P. 380.

(4) P. 374.

(5) P. 369-370.

(6) P. 370.

(7) P. 371.

(8) P. 375.

(9) P. 238 et 248.

(10) P. 340.

Il semble plus indiqué, dans le cas où la structure décrite par MEUNIER ne serait pas un *artefact*, de distinguer chez les végétaux deux sortes de caryosphères : les unes amorphes et sans structure interne définie, les autres dans lesquelles les chromosomes persistent, réunis mais incomplètement fusionnés.

Ces deux catégories ne sont pas exclusives l'une de l'autre. Elles correspondent, comme nous l'avons vu, aux observations réalisées chez les animaux. Dans l'un comme dans l'autre règne, il est possible que la fusion des chromosomes en un caryosome amorphe soit, selon les cas, réalisée plus ou moins complètement. Il est du moins certain que, chez les Mousses, la caryosphère quiescente est parfaitement homogène. Aucun chromosome individuellement défini ne peut y être reconnu.

J'ai déjà indiqué l'absence de corps centraux durant les cinèses spermatogènes. Ni ARENS [1907], ni M. WILSON [1911], ni WALKER [1913], ni WOODBURN [1915] n'en avaient d'ailleurs signalé, et nous savons ce que l'on doit penser des kinéosomes d'ALLEN. Toutefois, ARENS et WALKER reconnaissent des centrioles aux pôles du fuseau de la dernière division. Cette dernière division est, chez les Mousses, difficile à reconnaître, et on se demande si ces deux auteurs, guidés par l'idée admise d'une relation entre le blépharoplaste et le centrosome, n'ont pas considéré comme telle toute division présentant un corps figuré aux pôles du fuseau. Je reviendrai sur cette question chez les Hépatiques, où la dernière division, diagonale, se reconnaît très aisément. En ce qui concerne les Mousses, je ne puis qu'affirmer à nouveau l'impossibilité où j'ai été de découvrir à aucun stade le moindre corps central aux pôles du fuseau.

CHAPITRE VI.

Évolution du tissu spermatogène (transformation de la spermatide en spermatozoïde).

§ I. — HISTORIQUE.

Bien que l'existence de spermatozoïdes soit connue chez les Muscinées depuis le XVIII^e siècle, leur étude ontogénétique et morphologique ne fut entreprise qu'au milieu du siècle suivant. W.-P. SCHIMPER [1848] reconnut le premier chez les Mousses (*Polytrichum formosum* et *Sphagnum latifolium*) (1) la présence de cellules spermatiques (2) renfermant chacune un corpuscule spermatique enroulé en spirale. Ce corpuscule libéré se meut et entraîne la cellule dans son mouvement de rotation (3).

HOFMEISTER [1851] mentionna une semblable structure pour le tissu spermatogène de *Funaria hygrometrica*. Ce tissu est formé de petites cellules régulièrement groupées; dont chacune renferme un filament enroulé en spirale et brunissant par l'iode (4).

La même année, THURET [1851] décrivit chez la même espèce un tissu spermatogène cellulaire dans les mailles duquel sont situés les spermatozoïdes (5). Chez *Polytrichum commune*, le contenu de l'anthéridie jeune est formé de petits globules confus, régulièrement alignés et soudés en une masse réfringente, qui tend à se fractionner carrément. Dans l'anthéridie adulte, cette masse s'est convertie en un tissu à mailles

(1) Tab. VI, fig. 11 et 25.

(2) P. 53.

(3) P. 54.

(4) P. 67.

(5) P. 26.

peu distinctes, dont chaque cellule renferme un spermatozoïde (1) enroulé en cerceau avec un renflement marqué sur un point de leur circonférence (2) et dont une extrémité porte deux cils d'une ténuité extrême (3).

GUIGNARD reprit en 1889 l'étude de la question. Son travail, grâce à une technique plus sûre, marque un progrès sensible sur ceux de ses prédécesseurs. Il suit en effet pour la première fois avec exactitude la transformation de la spermatide en spermatozoïde. Dans le genre *Sphagnum*, la spermatide présente du côté opposé au noyau une masse de protoplasme amylicée (4). Le noyau s'étire, offrant à sa partie antérieure un bouton brillant qui porte les cils (5). La masse amylicée ne diminue pas de volume (6). Elle a la forme d'un haricot dont la courbure est parallèle à celle du spermatozoïde, et elle est accompagnée d'une vésicule finement granuleuse, qui se gonfle et se détruit (7).

Cet important mémoire fut considéré comme définitif jusqu'au moment où des techniques plus perfectionnées, apportant des faits nouveaux, remirent en question la spermatogenèse des Mousses.

Dans son traité sur les Mousses et les Fougères, CAMPBELL [1905], au cours d'une brève description de la spermatogenèse de *Funaria hygrometrica*, signale que le noyau perd son nucléole avant la formation du spermatozoïde (8).

ARENS, appliquant systématiquement à cette étude les techniques modernes, donna en 1907 une description étendue de la spermatogenèse de *Polytrichum juniperinum*. Les spermatides y sont d'abord triangulaires, mais bientôt arrondies (9). Les granules existant dans les stades précédents ne se retrouvent plus dans leur protoplasme, qui est homogène (10). Le noyau où se voyait jusqu'alors un nucléole net s'homogénéise lui aussi (11) et s'étire en forme d'arc (12). Au début de cette évolution, et bien qu'il ne signale pas ce fait dans son texte, l'auteur dessine (13) une spermatide où

(1) P. 26.

(2) P. 27.

(3) P. 22.

(4) P. 23.

(5) P. 23.

(6) P. 24.

(7) P. 24.

(8) P. 197.

(9) P. 28.

(10) P. 28.

(11) P. 29.

(12) P. 29.

(13) Fig. 11.

le noyau est à peu près invisible. Il est au contraire fort net dans la figure qui suit et est alors homogène. L'auteur ne trouve pas de *Nebenkörper* (1).

Chez *Mnium hornum*, les spermatides montrent un plasma granuleux et un noyau à nucléole distinct (2). Ici, l'auteur reconnaît, durant les derniers stades, la présence d'un corps grand, rond et très chromophile (3). Ce corps s'applique sur le blépharoplaste étiré et se creuse d'une vacuole, prenant ainsi l'aspect d'un anneau ou d'une faucille (4). Peu à peu, cette vacuole augmente, et la coque qui l'entoure et qui représente le reste du corps s'efface peu à peu (5). L'auteur ne peut rien dire sur la formation de ce *Nebenkörper* ; il affirme simplement que ce ne peut être le nucléole, car ce dernier est encore visible dans le noyau quand le *Nebenkörper* est formé (6). La fin de l'évolution correspond à ce qui a été vu chez *Polytrichum*. Le noyau s'homogénéise et s'allonge en spirale le long du blépharoplaste (7).

La même année, chez *Polytrichum formosum*, J. et W. DOCTERS VAN LEEUWEN REIJNVAAN [1907] voient à chaque cinèse un granule chromatique sortir du noyau et se diviser en deux dans le protoplasme (8). C'est là pour les auteurs l'origine des centrosomes. Dans la spermatide, une extrusion chromatique analogue donne le blépharoplaste (9) ; puis la moitié de la masse chromatique s'élimine à son tour (10). Cette deuxième masse, devenue intraprotoplasmique, s'étire en arc, puis se ferme en anneau (11), pour finalement disparaître et être remplacée par un grain sortant lui aussi du noyau et venant se placer à l'extrémité du ruban blépharoplastique (12). C'est alors que le noyau dont la structure est inchangée commence à s'allonger (13).

Les mêmes auteurs étudièrent en 1908 la spermatogenèse de *Mnium* sp. Ils en décrivirent les premiers stades et signalèrent, après la formation des centrosomes aux dépens du

(1) P. 30.

(2) P. 30.

(3) P. 31.

(4) P. 31.

(5) P. 32.

(6) P. 32.

(7) P. 33.

(8) P. 11.

(9) P. 13.

(10) P. 13.

(11) P. 13-14.

(12) P. 15.

(13) P. 15.

noyau, l'« extrusion » d'une deuxième masse chromatique qui disparaît dans le cytoplasme (1). Cette masse chromatique fugace n'est autre chose pour les auteurs qu'un *chromatoïde* *Nebenkörper* analogue à celui qu'a signalé ARENS (2).

WILSON [1911] voit chez *Mnium hornum* le nucléole subir deux divisions et donner deux ou trois corps alignés (3). Un seul reste dans le noyau dont les limites sont peu nettes ; les autres passent dans le cytoplasme (4). Ceux-ci s'accroissent en nombre, sans doute par division, et certains, ou la totalité d'entre eux, donnent des bâtonnets courts et irréguliers (5). Le nucléole lui-même sort à son tour et subit probablement le même sort (6). Les bâtonnets se groupent autour d'une vacuole et se soudent entre eux, formant ainsi une masse ovoïde de 1 μ , 5 de diamètre (7), que l'auteur nomme « limosphère » (8).

Deux ou trois corps en bâtonnets bordent la masse sans prendre part à sa formation. A ce stade, le nucléole, s'il existe encore, disparaît totalement, et le noyau est peu visible. Ce dernier demeure mal défini durant l'allongement du blépharoplaste (9). Il se colore ensuite plus vivement et continue à s'étendre le long de la périphérie de la spermatide (10).

La limosphère est sphérique ou hémisphérique. Elle porte toujours appendu un corps en bâtonnet (11) et est encore visible aux derniers stades de l'évolution du spermatozoïde (12).

Chez *Atrichum*, la spermatide a la même forme. On y retrouve une limosphère probablement dérivée du nucléole et dont le centre est protoplasmique et non vacuolaire. Un second corps ou « corps accessoire » l'accompagne (13). Le nucléole disparaît (14), et le noyau homogène s'allonge autour du cytoplasme renfermant la limosphère et le corps accessoire (15). Ces derniers forment à l'extrémité postérieure du spermatozoïde un amas fortement colorable analogue

(1) P. 307.

(2) P. 307.

(3) P. 427.

(4) P. 427.

(5) P. 428.

(6) P. 428.

(7) P. 430.

(8) P. 429.

(9) P. 432.

(10) P. 432.

(11) P. 431.

(12) P. 433.

(13) P. 435.

(14) P. 435.

(15) P. 436.

à celui décrit par GUIGNARD [1889] chez *Sphagnum* (1).

WALKER [1913] indique chez *Polytrichum formosum* des spermatides polygonales devenant vite arrondies. Leur noyau est grand et, en général, latéralement situé. Il renferme un corps nucléolaire dont la majeure partie passe dans le cytoplasme ambiant et s'y condense au voisinage du blépharoplaste sous forme de deux gouttelettes (2). Le noyau se colore alors faiblement, et ses limites sont souvent très difficiles à distinguer (3). La masse de chromatine « extruse » paraît creuse au moment où le blépharoplaste s'allonge. L'auteur la considère comme homologue du *chromatoide Nebenkörper* et de la « limosphère », bien qu'il ne l'ait jamais vue, comme WILSON, précédée de bâtonnets (4).

Le cytoplasme, jusque-là compact, se creuse de vacuoles, tandis que le noyau réapparaît vivement coloré (5). Le *Nebenkörper* est situé à son côté postérieur (6). Ce *Nebenkörper* persiste dans le spermatozoïde mûr (7).

SAPEHIN [1913a et 1913b] décrit des spermatides renfermant un plaste unique (8). Ce plaste se dirige vers le noyau en voie d'allongement et se colle à son extrémité postérieure (9). Il ne dit rien [1913b] du rôle joué dans l'édification du spermatozoïde par les chondriosomes qu'il a signalés (10) à l'intérieur des cellules spermatogènes et des spermatides.

WOODBURN [1915], chez *Mnium affine* var. *ciliaris*, reconnaît aussi une spermatidé arrondie à noyau latéral (11). Le noyau devient homogène, finement granuleux, puis s'étend et perd sur une certaine étendue son contour distinct, en sorte que protoplasme et noyau paraissent étroitement associés. Sans doute y a-t-il entre elles une plus intime union de leurs substances (12). Des vacuoles et des masses colorées peuvent apparaître dans la région cytoplasmique. La région nucléaire peut, elle aussi, se vacuoliser (13). L'auteur ne

(1) P. 436.

(2) P. 123.

(3) P. 124 et fig. 29, 31.

(4) P. 124.

(5) P. 124.

(6) P. 125.

(7) P. 126.

(8) [1913a], p. 15 ; [1913b], p. 322.

(9) [1913a], p. 16.

(10) P. 323.

(11) P. 447.

(12) et (13) P. 449.

reconnaît pas la constance de la limosphère ni du corps accessoire (1). La limosphère n'est autre qu'une vacuole qui disparaît graduellement. Il peut y en avoir plusieurs (2). Leur surface est recouverte par des granules peut-être d'origine nucléaire (3), et, si elles sont assez nombreuses, il en résulte une aire vacuolisée, dont une vacuole est quelquefois plus nette (4). La région cytoplasmique occupée par la ou les vacuoles forme la *vésicule*, qui disparaît graduellement. Lorsque le spermatozoïde sort, il présente une portion de surface raboteuse, reste certain de la vésicule disparue (5).

ALLEN [1917] décrit chez *Polytrichum juniperinum* une spermatide arrondie dont le nucléole, d'abord formé de masses chromosomiques distinctes, devient ensuite plus ou moins sphérique (6). La limosphère apparaît peu après le début de l'allongement du blépharoplaste (7). L'auteur l'assimile au *chromatoïde Nebenkörper* d'IKENO [1903] et suppose qu'elle se forme par condensation d'une portion du protoplasme (8). D'abord peu colorée, elle devient ensuite plus chromophile et paraît se creuser d'une vacuole, prenant ainsi l'aspect d'une sphère creuse qui peut renfermer des granulations (9).

Lorsque le blépharoplaste a atteint les deux tiers ou les trois quarts de la circonférence, un nouveau corps dont l'auteur ignore l'origine précise se manifeste dans le cytoplasme. Il est plus petit que la limosphère, allongé ou arrondi, quelquefois au contraire accompagné d'un corps semblable, et, dans ce cas, l'un peut être envacuolé, tandis que l'autre ne l'est pas (10). L'auteur retrouve le corps ainsi défini à des périodes diverses, et notamment au début de l'allongement du noyau (11). Il l'appelle « percnosome » (12). Il ne peut préciser son rôle ni sa destinée; toutefois il pense qu'il est peut-être légitime de le rapprocher d'un autre corps quelquefois présent, prenant par le triple colorant une teinte orange,

(1) P. 449.

(5) P. 452.

(9) P. 271.

(2) P. 450.

(6) P. 270.

(10) P. 273.

(3) P. 449 et 452.

(7) P. 271.

(11) P. 279.

(4) P. 452.

(8) P. 271.

(12) P. 280.

et auquel il attribue la valeur d'un produit de désintégration (1).

Lorsque le noyau s'est allongé, la limosphère s'étrangle et donne le « corps apical » (2), qui reste au contact de l'extrémité blépharoplastique antérieure. Limosphère et corps apical s'éloignent l'un de l'autre, demeurant quelquefois unis par une fibre ou un ruban (3). Ce corps apical paraît disparaître brutalement, assez tard, et sans prendre part à la formation du spermatozoïde (4).

Plus tard, la limosphère redevient homogène et se place dans la concavité du noyau (5), dont le nucléole est visible jusqu'au dernier stade de la spermatogenèse (6). L'auteur ne peut préciser le mode de disparition du cytoplasme (7). Peut-être débute-t-il par l'accroissement de la vacuole contenant le percnosome (8). Dans tous les cas, il reste en définitive deux masses de cytoplasme, l'une antérieure qui s'efface, l'autre postérieure qui contient la limosphère et constitue la vésicule cytoplasmique des auteurs (9).

Sur le matériel vivant, on trouve à la place de cette vésicule une sphère creuse renfermant des grains animés du mouvement brownien. Ce serait la limosphère (10). Sur les préparations fixées, on ne retrouve pas cette vésicule. Peut-être a-t-elle éclaté au cours de la fixation ; peut-être correspond-elle à un corps irrégulier visible dans certains cas ; mais l'auteur ne peut rien affirmer (11).

§ II. — RECHERCHES PERSONNELLES.

1. MATÉRIEL VIVANT (12). — J'ai indiqué dans le précédent chapitre la difficulté très grande que présente l'examen du tissu spermatogène. Les cellules qui le constituent ont en

(1) P. 280.

(5) P. 279.

(9) P. 281.

(2) P. 274.

(6) P. 276.

(10) P. 283.

(3) P. 274.

(7) P. 281.

(11) P. 283.

(4) P. 279.

(8) P. 281.

(12) La plupart des recherches exposées ci-après ont été effectuées à la station biologique de Besse-en-Chandesse. Je tiens à remercier ici son directeur, M. le professeur MOREAU, de Clermont, qui a bien voulu m'y accueillir et y mettre à ma disposition les instruments et les réactifs nécessaires pour mener à bien ce travail.

effet une résistance minime due à la délicatesse de leur membrane, comme cela a constamment lieu dans les méristèmes. Aussi, quel que soit le procédé employé (dilacération, coupe à main levée, microdissection), les cellules en question, lorsqu'on les isole, sont dans un état de désorganisation qui n'en permet pas l'étude.

Les conditions d'examen de la spermatide et du spermatozoïde sont toutes différentes. La cellule, ayant cessé de se diviser, épaissit sa paroi, qui prend peu à peu une structure mucilagineuse. Ainsi, la masse spermatique acquiert une résistance plus grande en même temps qu'une consistance élastique protégeant contre l'écrasement les cellules qui la constituent. En outre, aussitôt que la paroi de l'anthéridie est rompue, cette masse spermatique s'évacue spontanément et en totalité, gardant, avec un volume plus grand dû à l'hydratation, la forme et les rapports de structure qu'elle avait dans l'anthéridie. Les membranes transparentes permettent d'ailleurs une étude parfaite des cellules qui y sont contenues. Aussi les procédés de dilacération brutale les plus ordinaires sont-ils très suffisants pour réaliser l'observation de ces derniers stades. Les techniques plus complexes n'ajoutent rien aux résultats donnés par eux.

Mnium punctatum (Pl. VIII, fig. 1 à 9 et 12 et 15). — L'examen vital sans coloration permet de reconnaître trois stades bien tranchés et dont la chronologie n'est pas douteuse. Le premier correspond à des spermatides déjà arrondies et dans lesquelles peuvent simplement se reconnaître des cavités arrondies qu'il est naturel, pour l'instant, de rapporter au vacuome.

A un stade ultérieur, l'aspect général a peu changé, mais au sein de la spermatide un petit nombre de grains minimes animés d'un mouvement moléculaire très vif se déplacent dans une aire strictement limitée correspondant à une cavité creusée dans le cytoplasme. Cette vésicule (qui, comme nous le verrons plus loin, n'est pas une vacuole) se retrouve, avec des dimensions un peu plus réduites, annexée au spermatozoïde mûr qui l'entraîne dans son mouvement. Elle lui est donc adhérente. Néanmoins, les grains qui y sont

contenus conservent leur indépendance et leur individualité et continuent de s'y mouvoir.

Le sérum isotonique (1) ralentit les mouvements des spermatozoïdes qui finissent par s'immobiliser. Il en est de même pour les grains. Ceux-ci se condensent en une masse irrégulière occupant l'emplacement de la vésicule qui les renfermait et qui s'est vraisemblablement vidée par exosmose de son contenu liquide.

Par la liqueur iodo-iodurée, l'aspect du premier stade décrit change peu. Cependant le cytoplasme, coloré en chamois clair, met en évidence de façon plus précise les cavités dont il est creusé, et, dans sa substance même, apparaissent des granulations plus foncées semblant plutôt résulter de la désorganisation protoplasmique due à l'iode que préexister dans la cellule. Le noyau, plus coloré que le reste du cytoplasme, est très visible dans ce premier stade. Il est homogène, déjeté latéralement et réniforme (Pl. VIII, fig. 12, 13).

Dans les stades suivants, les grains mobiles se condensent, s'immobilisent et prennent une teinte noire témoignant de leur nature amylicée (Pl. VIII, fig. 14, 15). Il est intéressant, dans ce cas, et d'ailleurs facile, de suivre l'action progressive de l'iode. La préparation étant primitivement montée dans l'eau et mise au point, il suffit d'instiller entre lame et lamelle la liqueur iodo-iodurée, qui remplace peu à peu le milieu primitif absorbé d'autre part au moyen d'un morceau de papier buvard. On voit alors les spermatozoïdes s'immobiliser et leur spirale se teindre en jaune, tandis que la vésicule où se mouvaient les grains d'amidon se contracte et se vide de son contenu liquide. C'est à cette contraction qu'est due l'immobilisation passive des grains amylicés maintenant noyés dans une masse jaune correspondant à la substance condensée d'un amyloplaste d'abord vésiculisé.

L'examen par le rouge neutre met en évidence quelques faits nouveaux. Il colore en effet, parmi les éléments corres-

(1) Je conserve le nom d'isotonique à la solution de NaCl à 7,5 p. 1 000. Mais il ne faut pas oublier que les spermatozoïdes de Mousses évoluent normalement dans l'eau de pluie. Le sérum « isotonique » est donc en réalité hypertonique par rapport à leur milieu vital.

pendant au premier stade, une masse homogène et hyaline assez régulière située dans un protoplasme granuleux creusé de cavités sphériques (Pl. VIII, fig. 1-4). Cette masse se colore très rapidement même dans les dilutions faibles de colorant. Elle se colore également lorsque l'on remplace le rouge neutre dissous dans l'eau par du rouge neutre dissous au moment de l'emploi dans le sérum salé, ce qui prouve bien que la coloration n'est pas un fait physique (osmotique), mais plutôt un fait d'ordre chimique correspondant à la combinaison de deux substances affines. Il est intéressant de noter que, dans ce dernier cas, le corps légèrement contracté présente à l'examen un aspect mûriforme (Pl. VIII, fig. 5).

Plus tard, cette masse disparaît totalement et définitivement avant la mise en liberté du spermatozoïde et avec une brutalité telle qu'il est impossible d'en suivre les modalités. Dans un seul cas, j'ai pu observer quelques granulations colorées en rouge et situées à la place normalement occupée par le corps en question (Pl. VIII, fig. 6). Mais il s'agissait alors d'une préparation montée dans le sérum salé, et il était difficile d'affirmer que cette fragmentation réalisait le processus normal de résorption de ce corps. L'aspect mûriforme déjà noté chez lui peut, en effet, suggérer qu'une contraction osmotique plus marquée aboutit à sa division en éléments sphériques nombreux.

Le spermatozoïde adulte ne présente plus aucune affinité pour le rouge neutre. Aucune structure ne s'y colore, quelle que soit la durée de l'immersion dans le colorant, et les images du spermatozoïde observé dans ces conditions sont identiques à celles données par le simple examen dans l'eau pure (Pl. VIII, fig. 7, 9). On retrouve avec ses caractères la vésicule amylofère ainsi que les grains qui y sont contenus, et sa présence succède à la disparition du corps érythrophile avec une régularité qui pourrait en imposer pour une relation génétique directe entre ces deux formations. Mais une recherche soigneuse permet de trouver des stades où elles existent côte à côte (Pl. VIII, fig. 5). La rareté de tels aspects est simplement un témoignage du peu de durée des faits qu'ils traduisent et de la rapidité avec laquelle apparaissent

et disparaissent presque au même moment les structures considérées.

Mnium affine (Pl. VIII, fig. 10, 11). — Le spermatozoïde adulte présente, comme dans l'espèce précédente, une masse amylacée située vers le milieu de son bord concave. Ayant pu disposer d'une petite quantité de vert Janus de Höchst en solution isotonique, j'en ai étudié l'action sur la vésicule amylière. Ainsi que l'on pouvait s'y attendre, celle-ci se contracte. De plus, elle se colore en vert bleuté. C'est là une preuve nouvelle de sa valeur mitochondriale. Non loin de cette vésicule, se retrouve à peu près constamment une vacuole plus exactement délimitée que les autres. Je n'ai pas eu, faute de matériel, la possibilité de contrôler l'action du rouge neutre à son égard. Cependant, sa situation et sa constance suggèrent un rapprochement avec le corps érythrophile observé chez *Mnium punctatum*. Bien que, chez cette dernière espèce, ce corps disparaisse généralement à un stade antérieur, il n'est pas impossible qu'il s'agisse ici de lui. Comme nous allons en effet le voir, il persiste bien plus longtemps chez *Polytrichum formosum*.

Polytrichum formosum (Pl. VIII, fig. 16-22). — Les images observées ici sont assez exactement semblables à celles que je viens de décrire chez *Mnium punctatum*. Cependant, quelques différences interviennent.

La spermatide, observée dans l'eau pure, présente encore un cytoplasme vésiculeux, et le spermatozoïde qui lui succède est encore accompagné de grains d'amidon mobiles dans une cavité sphérique. L'eau iodée, ici encore, immobilise et colore ces grains. On peut alors reconnaître que la masse amylacée résultant de leur condensation n'est pas située, comme chez *Mnium spinosum*, aux environs de la région moyenne du spermatozoïde, mais est plus proche d'une extrémité, qui est de toute évidence l'extrémité postérieure. Il est également intéressant de noter que la structure de cette masse est exactement superposable à celle des chloroplastes présents dans les cellules voisines.

Le rouge neutre met en évidence dans la spermatide, au moment où elle vient de s'arrondir, un corps très colorable

analogue à celui que j'ai signalé chez *Mnium punctatum*. C'est une masse plastique d'aspect irrégulier, toujours déjetée latéralement et comprimée par les vésicules incolores entre lesquelles elle s'insinue (Pl. VIII, fig. 16-18). Les étranglements résultant de cette compression peuvent s'accroître, et c'est sans doute à cela qu'est dû le morcellement de la masse. Quelle que soit sa cause, cette fragmentation est assez fréquente. Elle se traduit par la présence dans la spermatide d'un nombre plus grand d'éléments identiques, toujours latéraux, mais de dimensions moindres (Pl. VIII, fig. 19).

Lorsque la vésicule amylofère fait son apparition, les éléments érythrophiles commencent à régresser. On peut encore, à ce stade, trouver une masse unique. Elle est alors étroite, peu turgescente, et comme aplatie entre les vacuoles qui l'entourent (Pl. VIII, fig. 20). Mais on observe plus fréquemment des grains multiples, irréguliers et de dimensions réduites. Ces grains disparaissent progressivement ; mais la disparition définitive de ces éléments est sensiblement plus tardive que chez *Mnium affine*. On les retrouve en effet quelquefois annexés au corps du spermatozoïde adulte. Ils sont alors alignés le long du bord concave de ce dernier (Pl. VIII, fig. 21).

2. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de REGAUD). — *Mnium spinosum* (Pl. V, fig. 11 et 12 ; Pl. VI, fig. 4 à 11). — La spermatide sitôt formée s'arrondit et présente un aspect assez régulièrement ovoïde (Pl. VI, fig. 4 et 6). Son noyau, devenu parfaitement homogène, est latéral. Il est coloré en vert comme le protoplasme, mais ce dernier est plus pâle et creusé d'une ou plusieurs vacuoles. On retrouve des grains mitochondriaux qui, eux aussi, sont groupés latéralement. Ils sont peu nombreux mais gros et dépassent souvent 1 μ de diamètre. Ces dimensions, deux ou trois fois supérieures à celles des grains décrits précédemment, sont peut-être dues à un accroissement individuel de chaque grain. Peut-être chaque grain résulte-t-il de la fusion de plusieurs grains préexistants, ce qui serait en quelque sorte l'indication précoce du

phénomène qui réunira plus tard toutes les mitochondries en une masse confuse.

L'allongement progressif du noyau se suit mal. Les premiers stades notés (Pl. VI, fig. 5 et 7) indiquent une dépression appliquant ce noyau contre la paroi cellulaire et lui donnant de profil l'aspect d'un haricot. Mais peu après le noyau s'efface et le contenu cellulaire paraît s'homogénéiser (Pl. VI, fig. 8), sauf en ce qui concerne le matériel fuchsinophile, qui demeure parfaitement individualisé.

Lorsque le noyau redevient visible, il est toujours uniformément coloré en vert, mais il a déjà son aspect arqué et s'appuie contre la surface de la sphère cellulaire au niveau d'un grand cercle (Pl. VI, fig. 9). Il s'allonge alors peu à peu sans changer notablement de structure et cesse de s'accroître lorsqu'il réalise à peu près exactement un tour de spire (Pl. VI, fig. 10 et 11).

Pendant que le noyau subit ces modifications, le matériel mitochondrial évolue aussi. Avant l'effacement du noyau et au moment où celui-ci commence à se mouler contre la paroi, les grains encore individualisés, mais déjà déjetés latéralement, se portent à l'une des extrémités nucléaires et s'y condensent en une masse assez régulière, où il devient impossible de reconnaître les granulations initiales (Pl. VI, fig. 5 à 7). Ce corps mitochondrial se prolonge le long du bord interne du noyau en un appendice filiforme irrégulier, plus ou moins en rapport avec les quelques éléments fuchsinophiles encore présents dans le protoplasme (Pl. VI, fig. 7). Ces derniers s'insinuent entre les vacuoles, et, s'étirant le long de leurs parois, apparaissent comme un réseau ténu (Pl. VI, fig. 5), qui s'efface peu à peu, en sorte que le corps mitochondrial et son appendice résument tout le chondriome de la spermatide. C'est à ce moment que le noyau devient indistinct.

L'appendice du corps mitochondrial sécrète alors un grain d'amidon (Pl. VI, fig. 8), qui, si l'on en juge par ses dimensions à peu près constamment égales, doit se développer très rapidement. Ce grain occupe l'extrémité libre de l'appendice, et le corps mitochondrial dans son ensemble présente alors une portion céphalique d'aspect plus ou moins triangulaire,

souvent en rapport avec la périphérie, une portion moyenne et une portion amylière dont la structure est entièrement superposable à celle d'un amyloplaste. Ce grain d'amidon apparaît constamment au centre de la spermatide. On peut en conclure qu'il plonge au sein de la cellule, suspendu au corps mitochondrial plus voisin de la surface, par l'appendice prolongeant ce dernier.

Lorsque le noyau réapparaît, le grain d'amidon se résorbe presque aussi rapidement qu'il est apparu. On ne le retrouve que rarement, et il est alors situé dans la concavité de l'arc nucléaire (Pl. VI, fig. 9). Le plus souvent, il a déjà disparu, et le corps mitochondrial, s'étirant en même temps que le noyau, en enveloppe l'extrémité à la façon d'un capuchon descendant davantage le long du bord interne de ce dernier. Cette asymétrie s'atténue d'ailleurs peu à peu et, en fin d'évolution, le corps mitochondrial coiffe l'une des extrémités du spermatozoïde et se prolonge en une pointe aiguë dont la région centrale paraît généralement moins dense (Pl. VI, fig. 10 et 11).

Le protoplasme se retrouve dans l'arc formé par le spermatozoïde avec les caractères précédemment décrits. Il renferme des vacuoles relativement volumineuses et, dans certains cas, de minuscules et rares grains fuchsinophiles (Pl. VI, fig. 9 à 11).

Le capuchon mitochondrial ne paraît pas adhérer exactement au noyau. On reconnaît en effet à peu près constamment une solution de continuité entre le bord convexe du second et la région correspondante du premier (Pl. VI, fig. 9). On peut en déduire l'existence à ce niveau d'une couche de protoplasme. Cette couche protoplasmique s'étend vraisemblablement sur le spermatozoïde tout entier et enveloppe les éléments nucléaires et cytoplasmiques, qu'elle sépare ainsi l'un de l'autre.

L'étude des préparations traitées par la fuchsine acide ne permet pas de dire si le capuchon mitochondrial est antérieur ou postérieur. Les cils, caractérisant l'extrémité antérieure, sont en effet invisibles par ce procédé. La technique à l'hématoxyline phosphotungstique de MALLORY les met au contraire

en évidence d'une façon parfaite et permet, malgré son peu d'électivité pour le chondriome, d'affirmer le groupement postérieur de ce dernier (Pl. V, fig. 11 et 12). C'était là d'ailleurs un fait à prévoir, puisque la vésicule amylifère qui en dépend est, comme l'indiqua le premier GUIGNARD [1889], postérieurement située sur le bord interne du spermatozoïde.

3. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de CAJAL). — *Mnium affine*

(fig. III, Pl. IX, fig. 18 et 19). — La méthode de CAJAL, systématiquement appliquée à tous les organes des Mousses, ne m'a donné que dans le cas présent des résultats positifs et vraiment incontestables. Encore dois-je noter qu'ils sont relativement inconstants, ce qui paraît tenir à l'état physiologique de l'objet étudié, état variable au plus haut degré chez les Mousses.

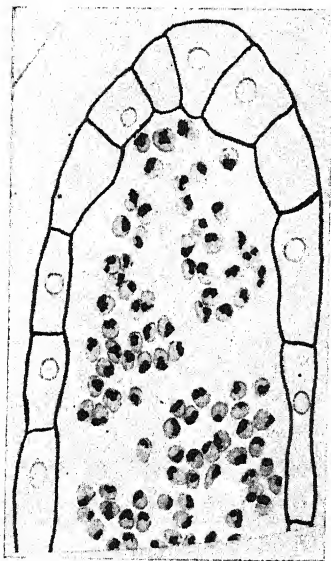


Fig. III. — Extrémité supérieure d'une anthéridie de *Mnium affine* (technique de Cajal au formol-urane).

Aussi ne faut-il pas s'étonner si deux anthéridies voisines, apparemment de même âge et de même structure, ne s'imprègnent pas également. Mais, dans tous les cas, lorsqu'une imprégnation se produit chez l'une d'elles, elle intéresse l'organe tout entier

et se manifeste de façon identique dans chacune des cellules qu'il contient (fig. III).

C'est à un moment précis et toujours le même de l'évolution du spermatozoïde que l'appareil de Golgi (je maintiens provisoirement ce nom à cette structure argentaffine) fait son apparition. La spermatide est alors arrondie. Elle paraît contractée, généralement homogène, et est colorée en brun clair. Assez souvent, cependant, elle présente dans sa masse un corps mitochondrial amylifère dont la coque est colorée en brun jaune plus foncé que le cytoplasme environnant.

La présence de cet amyloplaste, dont j'ai montré ailleurs l'apparition fugace, précise autant qu'on puisse le désirer l'âge de la spermatide qui le contient. C'est, si l'on s'en souvient, à cet instant précis qu'apparaît dans la spermatide étudiée vitale^{ment} le corps colorable par le rouge neutre décrit dans le premier article de ce paragraphe. La concordance chronologique existant entre cette formation et le corps de Golgi amène à les assimiler l'un à l'autre. Ils sont d'ailleurs morphologiquement peu différents.

Le corps de Golgi, au stade considéré, est assez volumineux. Il est coloré en noir intense et formé d'un réseau trapu de filaments variqueux souvent fusionnés en une seule masse. Notons en passant que c'est à peu près l'aspect présenté par le corps érythrophile, lorsque l'examen vital est réalisé dans une solution hypertonique.

Malgré de patientes recherches, il m'a été tout à fait impossible de préciser le mode de formation de ce réseau. Tout ce que je peux affirmer, c'est que, dans l'anthéridie jeune et dans les stades qui précèdent celui que je viens de décrire, on ne peut mettre en évidence aucun élément colorable par la méthode uranique, si ce n'est quelques grains de petites dimensions. Il en est de même après la transformation de la spermatide en spermatozoïde. A ce moment, quelques grains isolés paraissent se répartir le long du spermatozoïde, auquel ils donnent un aspect légèrement irrégulier. Mais ni dans ce cas ni dans l'autre je n'ai pu préciser de lien génétique entre ces grains et le réseau que j'ai décrit tout à l'heure ; il n'y a peut-être pas lieu de les considérer comme dérivant les uns des autres.

§ III. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS (1).

Les faits mis en évidence dans ce chapitre apportent

(1) La rédaction du présent mémoire était achevée lorsque m'est parvenue une note de R. H. BOWEN [1927] sur le même sujet. Les nombreuses idées personnelles que l'auteur y expose méritent une discussion toute particulière, que je n'ai plus le loisir d'entreprendre ici. Je dois donc, pour l'instant, me contenter de signaler cet ouvrage, sur lequel j'aurai sans doute l'occasion de revenir plus tard.

quelques éclaircissements à l'histoire de la spermatogenèse chez les Mousses et simplifient singulièrement l'idée que l'on pouvait s'en faire d'après les nombreux travaux dont elle avait été l'objet.

La spermatide telle que nous l'a montrée le précédent chapitre est, au début de son évolution, une cellule à peu près cubique présentant un noyau central sans nucléole et renfermant côte à côte quelques vacuoles et un petit nombre de mitochondries.

Cette cellule ne tarde pas à s'arrondir. Elle abandonne ainsi partiellement la cavité cubique primitivement occupée par elle, mais il ne s'ensuit aucun vide. La membrane intercellulaire s'accroît en effet synchroniquement et comble les espaces abandonnés par la spermatide. L'augmentation de volume de cette membrane n'est pas un simple phénomène de juxtaposition. Il ne s'agit pas davantage de la transformation chimique et du gonflement d'une paroi préexistante. Il y a en réalité une élaboration *in situ* de substance néoformée.

La spermatide arrondie est peu différente de ce qu'elle était au moment de sa formation. Le noyau parfaitement homogène est devenu latéral. Les vacuoles persistent. Les mitochondries se retrouvent moins nombreuses et plus grosses. Cette diminution en nombre et cette augmentation en volume sont sans doute le résultat d'un fusionnement partiel préluant à la condensation totale du chondriome qui s'effectue peu après. Le corps mitochondrial qui en résulte est situé à l'extrémité postérieure du noyau, qu'il coiffe et accompagne dans son allongement. Le capuchon ainsi formé élabore de bonne heure au niveau du bord interne du noyau une masse amyloacée se résorbant ensuite et pouvant disparaître plus ou moins complètement avant la mise en liberté du spermatozoïde. Elle peut néanmoins subsister, et, dans ce cas, le spermatozoïde présente, au moment de son évacuation, une vésicule distendue qui n'est autre que l'amyloplaste et qui renferme, en effet, quelques grains d'amidon mobiles que l'iode colore en noir.

Ce corps mitochondrial, dont la genèse et l'évolution sont

pourtant bien simples, n'a été compris par aucun des chercheurs qui en ont tenté l'interprétation. La conception exacte de sa valeur était en effet impossible, puisqu'ils méconnaissaient tous l'existence d'un chondriome dans le protoplasme de la spermatide.

Le phénomène n'était pourtant pas inattendu ni étonnant. La fusion en une masse homogène de mitochondries granuleuses, d'abord indépendantes, était bien et depuis longtemps connue dans la spermatogenèse animale.

VON LA VALETTE SAINT-GEORGE [1885] avait le premier reconnu dans la spermatide de *Bombinator igneus* des granulations (1) parsemant le protoplasme fondamental hyalin (2). Il les nomma en 1886 *microsomes* (3) et remarqua qu'elles formaient par leur réunion une masse homogène (4) déjà décrite (5) et dessinée (6) par lui, chez les Insectes et les Gastéropodes, en 1867. BÜTSCHLI [1871] retrouva cette structure chez les Insectes et les Crustacés et l'appela *Nebenkern* (7). C'est ce même *Nebenkern* dont MEVES [1900] admit la nature mitochondriale (8), et auquel il attribua pour cette raison le nom plus précis de *Mitochondrienkörper* (9).

Depuis lors, cette condensation des chondriosomes en un *corps mitochondrial* a été retrouvée chez la plupart des Invertébrés (10).

Il est vrai que, dans le cas des Mousses, ce corps mitochondrial est, au moins partiellement, élaborateur d'amidon, alors que rien d'analogue ne se rencontre chez les animaux (11). Mais l'amylogenèse est liée à la vie autotrophe et

(1) P. 583.

(2) P. 582.

(3) P. 6-7.

(4) P. 7.

(5) P. 271.

(6) Taf. XIV, fig. 8 à 11.

(7) P. 411.

(8) P. 555.

(9) P. 585.

(10) Il serait sans intérêt d'énumérer ici les nombreuses espèces animales où ce phénomène a été décrit. On trouvera d'abondants documents à ce sujet dans les travaux de MEVES [1901], HENNEGUY [1904], DUESBERG [1910], FAURÉ-FRÉMIET [1910].

(11) La seule observation zoologique qui puisse s'en rapprocher est celle d'ARNOLD [1908]. Il reconnaît dans les cellules cartilagineuses de la Grenouille un groupement paranucléaire des mitochondries (p. 362), qu'il homologue à un corps mitochondrial (p. 363), et il décèle à ce niveau une accumulation de glycogène (p. 364). Mais l'analogie est trop superficielle pour qu'on puisse en tirer de solides conclusions.

ne se retrouve par conséquent jamais dans le règne animal. Le corps mitochondrial participe évidemment de la nature des éléments qui l'ont formé. A partir d'un chondriome hétérotrophe ne pourra se constituer qu'un corps mitochondrial non amylofère. Au contraire, à partir d'un chondriome autotrophe, le corps mitochondrial formé pourra sécréter de l'amidon.

Sous cette réserve, les images vues chez les Mousses rentrent dans le cadre très général d'une interprétation d'autant plus vraisemblable qu'elle est en accord parfait avec les descriptions fournies par les auteurs qui, depuis ARENS, se livrèrent sur ce sujet à des investigations systématiques. L'impression qui se dégage de l'ensemble de leurs travaux est, il est vrai, assez nébuleuse, et les opinions exposées paraissent *a priori* contradictoires. Elles concordent cependant sur un point. Toutes indiquent à un moment donné l'apparition d'un corps sphérique ou ovoïde devenant creux puis disparaissant. Mais les interprétations en sont diverses.

Pour ARENS et DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN, c'est un *Nebenkörper*. Pour WILSON, c'est un organe *sui generis* : la « limosphère ». Pour WALKER et ALLEN, ces deux interprétations s'équivalent. Pour WOODBURN, c'est une vacuole. Enfin, pour SAPEHIN, c'est un plaste.

Pour ARENS et ALLEN, il naît *de novo*. Pour DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN, WILSON et WALKER, il est dû à une « extrusion » de chromatine hors du noyau. Pour WOODBURN, il a l'origine de toute vacuole. Pour SAPEHIN (ce fut là son erreur la plus grave), il dérive de plastes préexistants.

Pour ARENS, DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN et WOODBURN, il disparaît avant l'émission du spermatozoïde. Pour WILSON, WALKER et SAPEHIN, il se retrouve annexé au spermatozoïde mûr. ALLEN est de l'avis des premiers en ce qui concerne le matériel fixé et de l'avis des seconds en ce qui concerne le matériel examiné vitalement.

Or toutes ces indications, se contredisant apparemment l'une l'autre, s'expliquent aisément d'après mes propres recherches. Si l'on veut bien se rappeler que les mitochondries, éminemment fragiles, sont généralement détruites par les

fixateurs ordinaires, alors que les corps mitochondriaux et les plastes plus volumineux et plus résistants ne le sont pas, on comprendra comment ARENS et ALLEN admirent pour la structure en question une formation *de novo*.

Mais les fixateurs non mitochondriaux ne détruisent pas nécessairement les mitochondries de façon absolue. Souvent elles subsistent, quoique déformées, et se colorent par les méthodes ordinaires. Ainsi s'expliquent les bâtonnets irréguliers vus par WILSON à l'origine de la limosphère. Enfin le morcellement et la disparition du nucléole réalisé pendant les dernières générations spermatogènes aident à comprendre pourquoi ALLEN comme WILSON invoquèrent pour le corps mitochondrial une origine nucléaire ; c'était là une erreur d'autant plus facile à commettre que les mitochondries prennent volontiers les colorants nucléaires et ne s'en déchargent que par une différenciation très poussée.

Quelles que soient d'ailleurs les interprétations proposées, toutes concordent pour admettre l'apparition d'une cavité dans le corps mitochondrial. Mais ici encore la signification de ce phénomène fut méconnue. ALLEN, qui vit sur le vivant les grains d'amidon élaborés se mouvoir dans la limosphère vésiculisée, n'eut pas l'idée de faire agir sur eux l'eau iodée et ne reconnut pas leur valeur. Aussi donna-t-il des conclusions inexactes, alors qu'une observation plus complète lui aurait permis d'assimiler cette limosphère à la masse amyliacée décrite trente ans avant lui par GUIGNARD. Seul SAPEHIN, guidé par une idée qui ailleurs lui fut néfaste, interpréta assez correctement la valeur de ce corps (1), dont la disparition plus ou moins hâtive prêta aussi à la discussion.

En fait, la masse amyliacée peut être consommée avant l'émission du spermatozoïde ou persister jusqu'au moment où il est libéré. Toutes les opinions sont donc acceptables. Je ne pense pas qu'il faille considérer ce phénomène comme spécifique et caractéristique du végétal où il a été décrit. Il est, à mon avis, plus probable que la disparition plus ou

(1) Il ne s'agit pas, en réalité, d'un plaste vrai. Son origine différente et sa fragilité, traduite par une vésiculation rapide au contact de l'eau, en font une structure différente malgré de nombreux points de ressemblance.

moins précoce de la masse amylacée dépend des conditions physiologiques où se trouve le végétal. L'émission des spermatozoïdes est sous la dépendance d'une ambiance favorable, et la réserve d'amidon pourrait bien jouer un rôle pendant la période qui sépare la maturité du spermatozoïde de son émission. Ce qui est certain, c'est que, lorsque le spermatozoïde est observé dans l'eau de pluie, le corps mitochondrial se vésiculise et éclate, mettant en liberté les grains d'amidon qui y sont contenus. Il est donc impossible de leur attribuer la valeur d'une réserve nutritive utilisée par le spermatozoïde isolé durant son trajet de l'anthéridie vers l'archégone. C'est avant l'émission spermatique, durant la période s'écoulant entre la maturité de l'élément mâle et l'apparition de conditions atmosphériques favorables à la fécondation, que ce corps peut jouer un rôle dans le métabolisme de la cellule à laquelle il est annexé. Si l'émission spermatique est précoce, le spermatozoïde entraîne avec lui quelques grains d'amidon. C'est là ce qui se passe en général dans l'examen vital du contenu anthéridien. L'observateur réalise, pour ainsi dire, un *accouchement prématuré*. Aussi tous les chercheurs ayant utilisé cette méthode ont-ils décrit une vésicule renfermant des grains animés d'un mouvement moléculaire très vif. Si, au contraire, le spermatozoïde est retenu un temps plus long dans l'anthéridie, il y utilise sa réserve amylacée et s'en débarrasse totalement avant sa sortie. Il est d'ailleurs possible que d'autres facteurs jouent aussi un rôle dans la disparition plus ou moins rapide de cette masse amylacée.

Le noyau subit peu de changements. Il faut noter cependant qu'à un moment donné il est impossible de le reconnaître dans la cellule qui le contient. Dans les préparations obtenues par la méthode de REGAUD, la spermatide paraît alors (le corps mitochondrial mis à part) entièrement homogène. Cette homogénéisation est moins évidente sur le vivant. Les vacuoles, fortement turgescentes, donnent en effet à la spermatide un aspect structuré. Mais, s'il est vrai que, par toutes les méthodes employées, il est facile de reconnaître dans les premiers stades un noyau latéral réniforme, et dans les derniers stades un spermatozoïde en spirale nette-

ment indiqué, les formes nucléaires intermédiaires sont difficiles à saisir. Le noyau, s'il existe, se voit mal dans les stades moyens.

Ce fait sur lequel j'insiste paraît avoir été reconnu par de nombreux chercheurs. Ceux mêmes qui, comme ARENS, n'en parlent pas nommément, le figurent (1), et c'est toujours à un même stade de l'évolution de la spermatide que ce phénomène se produit.

WILSON, au moment où la limosphère se manifeste et WALKER, au moment où le corps chromatique apparaît dans le protoplasme, indiquent que le noyau est peu colorable et mal défini.

WOODBURN va plus loin. Il décrit un noyau dont le contour devient peu à peu imprécis, et il admet un échange de substances entre les régions nucléaires et protoplasmiques étroitement associées.

Cette concordance entre des descriptions par ailleurs divergentes laisse présumer qu'il ne s'agit pas ici d'un phénomène purement fortuit. Mais l'interprétation en est délicate. Faut-il admettre, comme le suggère WOODBURN, une fusion du noyau et du protoplasme? On a quelque peine à s'y résoudre et à supposer que le noyau, d'abord bien individualisé, diffuse dans la cellule pour se concrétiser ensuite sous une forme ne différant de la forme primitive que par une longueur plus grande.

On connaît, il est vrai, dans la spermatogenèse animale, des phénomènes de disparition nucléaire. Mais il s'agit toujours, en pareil cas, de spermatozoïdes apyrènes (2), dans lesquels le noyau dégénère de façon définitive et absolue. A proprement parler, il n'y a pas alors diffusion nucléaire mais caryolyse. Il s'agit d'un phénomène pathologique aboutissant à la constitution de spermatozoïdes anormaux qui ne remplissent vraisemblablement aucun rôle dans la fécondation. Les spermatozoïdes eupyrènes développés dans le même temps ne sont pas dépourvus de noyau. Ce dernier se retrouve dans tous les éléments de la lignée spermatique normale et ne disparaît à aucun moment.

(1) ARENS (fig. 11).

(2) COWDRY [1924], p. 551 ; E.-B. WILSON [1925], p. 302-303.

Il paraît donc bien aventureux d'admettre le fait d'une diffusion nucléaire avant que des recherches portant plus spécialement sur ce point soient effectuées. Il est sans doute plus logique, pour l'instant, de supposer que le noyau, comme la spermatide elle-même, traverse une période critique augmentant sa fragilité vis-à-vis des réactifs. Cette période marque d'ailleurs, d'une façon indéniable, une différenciation notable du noyau. Et s'il est vrai, sans doute, que ce dernier ne régresse pas jusqu'à réaliser un type cellulaire sans noyau figuré, analogue à celui des Bactéries ou des Cyanophycées, il n'en reste pas moins qu'à un moment donné le noyau s'offre, comme la cellule qui le renferme, avec une structure notablement simplifiée. Il en est d'autant plus malléable et, par conséquent aussi, plus susceptible d'évoluer dans un sens nouveau.

Dans tous les cas, et quel que soit le processus évolutif réalisé, le corps du spermatozoïde adulte présente un aspect identique à celui du noyau de la spermatide jeune. Leur coloration identique et leur structure également homogène viennent à l'appui de l'idée, actuellement admise, d'une identité entre ces deux éléments. Cependant, le premier paraît plus dense.

La période de crise cellulaire accompagnant la transformation de la spermatide en spermatozoïde ne se traduit pas uniquement par un remaniement des éléments nucléaires et mitochondriaux. Elle est également caractérisée par quelques modifications intéressant le vacuome. Un corps érythrophile irrégulier, insinué entre les autres éléments figurés de la cellule, est présent dans la spermatide jeune. Il dérive vraisemblablement de la lignée vacuolaire, dont les éléments sont facilement colorés dans la cellule initiale anthéridienne. Il s'imprègne par les méthodes argentiques. Il est alors d'un noir très franc et a un aspect variqueux et contracté. Sa disparition est rapide. Elle se produit pendant ou peu après l'élaboration de la masse amylacée par le corps mitochondrial. Elle est plus ou moins lente, mais toujours achevée avant l'évacuation du spermatozoïde.

La valeur d'un pareil corps paraît aisée à préciser. La faci-

lité avec laquelle le rouge neutre le colore le rapproche du vacuome, tandis que son imprégnation par l'argent tend à en faire un appareil réticulaire interne.

Cela n'est pas pour surprendre. BENSLEY [1910] puis GUILLIERMOND et MANGENOT [1922] avaient émis l'hypothèse, magistralement vérifiée par GUILLIERMOND en 1927, d'une identité entre l'appareil de Golgi et le vacuome. Mais ici les choses se compliquent. Dans la spermatide des Mousses, en effet, à côté de ce corps vacuolaire, se reconnaissent des vésicules que le rouge neutre ne colore pas. Leur interprétation est délicate.

Si les vésicules érythrophiles et érythrophobes rentrent les unes et les autres dans le cadre du vacuome normal, on est obligé d'admettre, au moins à un moment donné, l'existence de deux variétés de vacuoles, distinctes sinon par leur origine, du moins par leur contenu. Le schéma évolutif du vacuome de la spermatide pourrait alors être envisagé de la façon suivante : la cellule emmagasine, à un moment donné, dans certaines vacuoles seulement, une substance érythrophile et argentophile qui est peu après reprise et utilisée par la cellule. Ainsi s'expliquerait l'apparition et la disparition des éléments décrits. Malheureusement, l'ignorance où nous sommes du comportement des vacuoles du tissu spermatogène vis-à-vis du rouge neutre empêche d'affirmer absolument que la série érythrophobe est précisément celle qui se retrouve dans les cellules constituant ce tissu. De plus, cette hypothèse amène à considérer les formations argentophiles connues sous le nom d'appareil de Golgi, non plus comme le vacuome total de la cellule, mais comme la seule portion de ce vacuome différenciée dans le sens de l'accumulation de la substance érythrophile qu'y décèle le rouge neutre. Aussi, si l'on admet que l'appareil de Golgi est représenté par le vacuome total de la cellule, on en vient nécessairement à admettre aussi que le corps érythrophile seul représente le vacuome de la spermatide. Les autres vésicules seraient alors des vésicules pathologiques formées dans un cytoplasme en voie de désorganisation et qui va bientôt disparaître. Cette tendance à la vésiculisation est

d'ailleurs d'autant plus aisée à admettre qu'elle se manifeste aussi, et au même moment, dans le corps mitochondrial. Ainsi, d'après cette hypothèse, les vacuoles vraies, caractérisées par leur érythro et leur argentophilie, régresseraient peu à peu et disparaîtraient avant la maturité du spermatozoïde, ce qui est en parfait accord avec les observations réalisées dans la spermatide elle-même. Notons d'ailleurs que l'érythrophilie des vacuoles du tissu spermatogène, dont dérivent celles de la spermatide, est probable bien que sans doute moins marquée. C'est là un fait que traduit l'imprégnation argentique. Le tissu spermatogène ne présente en effet, nous l'avons déjà noté, rien qui ressemble au corps érythrophile de la spermatide. Mais, si l'on note la faible vacuolisation des cellules qui le constituent, on peut admettre que le faible dépôt d'argent réduit qui en résulte correspond précisément aux grains minuscules et peu abondants qui y ont été décrits.

Ainsi, faisant abstraction des vésicules que le rouge neutre ne colore pas, le vacuome de la spermatide se trouve réduit à un corps irrégulier généralement unique, fortement érythrophile et imprégnable par l'argent, qui disparaît sans laisser apparemment de traces, avant la maturité du spermatozoïde. C'est là, comme on va le voir, un fait morphologique d'une importance extrême.

Le spermatozoïde des Mousses reproduit en effet dans ses grandes lignes la structure schématique du spermatozoïde animal. C'est, dans les deux cas, une cellule à peu près réduite à un noyau homogène, mue par un ou plusieurs flagelles, et traînant à sa suite un corps mitochondrial plus ou moins abondant. Cependant, le parallélisme n'est pas absolument exact, puisque le spermatozoïde animal est coiffé d'un *corps apical* ou *acrosome* qui ne se retrouve pas chez les Mousses. Or, la comparaison des stades antérieurs justifie une homologie que l'examen du spermatozoïde adulte n'aurait pas permis d'affirmer.

La spermatide des Mousses se superpose exactement aux spermatides décrites chez les animaux par maints auteurs. Je n'en retiendrai que quatre exemples. MEVES [1901], chez

Pygæra, décrit (1) une spermatide contenant un noyau, un corps mitochondrial et un idiosome (fig. IV, *b*). BONNEVIE [1904] décrit (2) chez *Enteroxenos* une spermatide contenant un noyau, un amas mitochondrial et une *centrothèque* (fig. IV, *c*). DUESBERG [1910] décrit (3) chez *Blaps* une spermatide contenant un noyau, un corps mitochondrial et un élément hyalin comparable à une vacuole idiosomique, mais dont il n'a suivi ni la genèse ni la destinée (fig. IV, *d*).

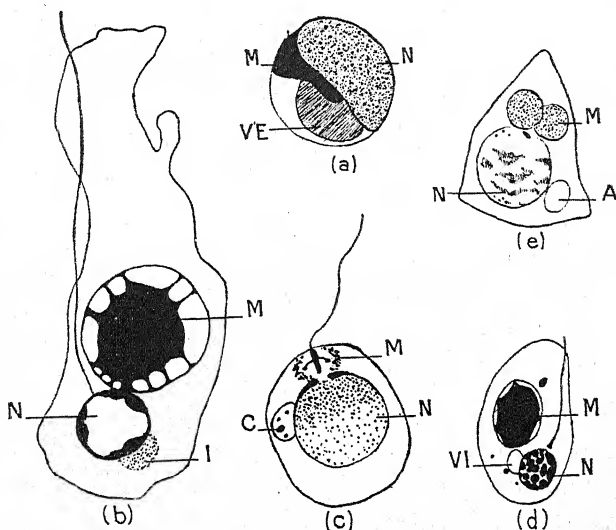


Fig. IV. — *a*, spermatide de Mousse (demi-schématique); *b*, spermatide de *Pygæra* (d'après Meves [1901], fig. 18, *b*); *c*, spermatide d'*Enteroxenos* (d'après Bonnevie [1904], fig. 3); *d*, spermatide de *Blaps* (d'après Duesberg [1910], Pl. III, fig. 12); *e*, spermatide de *Pentatoma* (d'après Wilson [1925], fig. 178, *g*).

N, noyau; M, corps ou amas mitochondrial; VE, vacuole érythrophile; I, idiosome; C, centrothèque; VI, vacuole idiosomique; A, acroblaste.

WILSON [1925] décrit (4) chez *Pentatoma* une spermatide contenant un noyau, un corps mitochondrial et un acroblaste (fig. IV, *e*). Or, la spermatide des Mousses renferme un noyau, un corps mitochondrial et une vacuole érythrophile (fig. IV, *a*). Et la simple comparaison de ces cinq spermatides suggère une identité possible entre cette vacuole et les structures décrites par les auteurs précités sous les noms d'*idiosome*, de *centrothèque*, de *corps hyalin* et d'*acroblaste*. Mais cette identité

(1) P. 505.

(2) P. 270.

(3) P. 58.

(4) P. 383.

s'affirme plus précise si l'on considère que, dans tous les cas où leur évolution a été suivie, ces structures donnent en définitive un acrosome. En effet, PARAT et GAMBIER [1926], appliquant les techniques d'observation vitale à la spermatogenèse du *Discoglosse* et du *Cobaye*, ont reconnu que l'acrosome résulte de la fluidification de petites vacuoles colorables par le rouge neutre et déjà présentes dans le spermatocyte (1). Cet acrosome se colore lui aussi, quoique plus faiblement, par le rouge neutre (1). Il s'imprègne par l'osmium et l'argent et correspond seul à l'appareil de Golgi (2).

Ainsi l'*acroblaste* au sens de KING [1907], forme première de l'acrosome, présent dans la spermatide animale (3), n'est autre qu'un organe vacuolaire érytrophile, osmiophile et argentophile. Et si, chez les Mousses, l'acrosome proprement dit fait défaut dans le spermatozoïde, l'acroblaste n'en est pas moins représenté avec tous ses caractères dans la spermatide ; mais, au lieu d'évoluer vers un corps apical, il disparaît et s'efface.

Cet effacement du vacuome est total chez les Mousses. Dans le spermatozoïde mûr, aucun élément vacuolaire ne subsiste. Ainsi, la présence d'un acrosome paraît caractériser le spermatozoïde animal. Mais c'est là une différence minime. L'acrosome, en effet, n'est pas l'acroblaste. Quelle que soit la façon dont le premier dérive du second, il n'y a pas identité entre les deux structures. L'acrosome se forme aux dépens de l'acroblaste ; il se substitue à ce dernier ; mais il a ses caractères propres et son individualité. Il ne se colore plus par le rouge neutre. Il ne réduit plus l'acide osmique ni les sels d'argent. Il ne répond plus à la définition du vacuome. C'est un élément nouveau. Le vacuome proprement dit n'existe donc dans aucun cas chez l'élément mâle adulte. Il y a simplement, chez le spermatozoïde animal, production d'une structure formée à partir du vacuome, comme, chez la spermatide des Mousses, un amyloplaste se forme aux dépens du chondriome sans s'identifier à ce dernier, et sans

(1) P. 748.

(2) P. 749.

(3) P. 348.

modifier le plan fondamental de la cellule qui le contient.

La morphologie du spermatozoïde adulte est donc, comme on pouvait s'y attendre, à peu près constante. A un rôle physiologique identique répondent des caractères structuraux analogues. Seules interviennent quelques variations de détail, d'ailleurs peu importantes, eu égard à l'éloignement des groupes systématiques considérés. Mais plus encore que les spermatozoïdes, les spermatides répondent à un plan commun.

D'autant moins différenciée, semble-t-il, que le spermatozoïde l'est davantage, la spermatide est une cellule rudimentaire ne conservant dans son protoplasme que ses trois structures essentielles, c'est-à-dire un noyau, un chondriome et un vacuome d'ailleurs très réduits. Toujours comparable à elle-même, elle se retrouve avec des caractères identiques chez tous les êtres vivants.

S'agit-il ici d'un fait de convergence structurale entre des éléments pareillement régressés pour préparer une évolution dans un sens nouveau, ou la spermatide répond-elle à un type ancestral? C'est là une question que je n'essayerai pas de résoudre. Elle dépasse le cadre de ce travail. Il me suffira de noter que, dans cette genèse spermatique comme dans toute ontogenèse, ce ne sont pas les formes adultes morphologiquement définies qui présentent les points de ressemblance les plus frappants. Ce sont ici encore les formes embryonnaires qui se réduisent, sous un aspect identique, à un type élémentaire commun.

Il m'a été malheureusement impossible de suivre la formation des cils, et, de ce fait, je ne peux fournir aucun argument pour ou contre l'existence du blépharoplaste. Son existence est néanmoins probable dans la mesure où la présence d'une telle structure a été démontrée chez les spermatozoïdes ciliés des Archégoniates et des Gymnospermes. Mais les descriptions fournies au sujet de sa morphologie et de sa genèse sont discordantes et souvent même contradictoires. Il est prudent de ne rien affirmer à cet égard, tant que des recherches nouvelles systématiquement conduites n'auront pas été réalisées.

CHAPITRE VII

La paraphyse.

§ I. — HISTORIQUE.

Les premières indications cytologiques concernant la paraphyse furent données par HEDWIG. En 1782, il reconnut et figura exactement chez *Mnium hygrometricum* (*Funaria hygrometrica*) les *filamentes succulentes* et les chloroplastes qu'ils renferment (1).

Aucun fait nouveau ne fut ajouté à cette observation pendant plus d'un siècle, et c'est seulement en 1923 qu'ALVARADO en reprit l'étude. L'un des faits les plus importants qu'il mit en évidence chez *Mnium cuspidatum* est l'absence totale de chloroplastes dans la région apicale de la tige (2). La cellule qui donnera la paraphyse contient seulement, à côté d'un petit noyau, de nombreux chondriocotes allongés et sinueux (3). Il y a aussi des mitochondries et de courts bâtonnets, mais ils sont rares (4). Ils deviennent relativement plus nombreux dans les paraphyses et dérivent alors sans doute des chondriocotes allongés présents dans le stade précédent (5).

A ce moment, certains chondriocotes appartenant tout aussi bien au type mitochondrie qu'au type chondriocote (6) se renflent par places ou dans leur totalité (7) et sécrètent à ce niveau de l'amidon (8). Lorsqu'il existe dans le chondriome primitif une région demeurée inactive, elle se résorbe ou se sépare du plaste adulte, qui s'arrondit (9).

Je résume aussi dans ce chapitre le travail de P. DAN-

(1) Tab. V, fig. 24.

(2) P. 90.

(3) P. 89.

(4) P. 89-90.

(5) P. 90.

(6) P. 91.

(7) P. 91.

(8) P. 92.

(9) P. 91-92.

GEARD [1925] sur les poils foliaires à forme de paraphyses des *Polytrichs*. Bien que ce ne soit pas là à proprement parler des paraphyses, il y a assez d'analogie entre ces deux formations pour qu'on puisse les rapprocher ici.

Ces poils incolores se distinguent par un cytoplasme dense (1). Les cellules de la base renferment des plastes ovales et chlorophylliens peu différents de ceux des feuilles (2). Les cellules du sommet renferment au contraire des « mitoplastes » (3) allongés dans le sens de la cellule et ayant perdu toute apparence de chloroplastes (4). On trouve en outre en assez grande abondance des gouttelettes d'huile réfringentes et sphériques (5). Le vacuome est filamenteux et réticulé, plus rarement sphérique (6).

Après avoir donné cette description correspondant à l'aspect général, l'auteur insiste sur le fait que, dans certains cas, les chloroplastes peuvent être tous arrondis ou tous rubanés dans toute l'étendue d'un même poil. Il peut même arriver qu'ils soient ovalaires dans la cellule apicale et filamenteux dans la région moyenne, ce qui doit s'expliquer par une plasticité très grande dans ces formations (7).

Le cytome ne peut être distingué sur le vivant. Il est visible dans les préparations fixées par la méthode de REGAUD sous forme de grains et de petits bâtonnets (8).

§ II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.

1. MATÉRIEL VIVANT. — *Mnium affine* (Pl. I, fig. 4 ; Pl. II, fig. 1 et 3). — Les premiers stades évolutifs de la paraphyse correspondent exactement à ceux que j'ai décrits pour l'anthéridie (Pl. I, fig. 4). Issues de cellules identiques, ces deux formations présentent au début de leur développement un aspect semblable et des phénomènes analogues qui se ramènent, dans l'un et l'autre cas, à l'évagination de la cellule initiale et à sa division en deux cellules-filles, l'une basale, l'autre apicale. Mais, dans le cas de la paraphyse,

(1) P. 126.

(2) P. 126.

(3) P. 127.

(4) P. 126.

(5) P. 128.

(6) P. 128.

(7) P. 128-129.

(8) P. 130.

ces nouveaux segments sont toujours déterminés par des cloisons parallèles à la première, en sorte que le résultat est une file de cellules perpendiculaires à la direction commune des cloisonnements. Ce détail mis à part, on retrouve bien entendu dans la cellule initiale les chloroplastes petits et fusiformes signalés dans le cas de l'anthéridie. Il en est de même pour les granulations cytoplasmiques parfaitement visibles et paraissant ici encore liées aux chloroplastes par toute une série de formes de transition. Ces derniers ne présentent jamais les étranglements caractéristiques de la division, et il en est de même dans les paraphyses en voie de développement, où les chloroplastes amylofères sont devenus plus nombreux, bien que les formes de division soient encore absentes. Par contre, on retrouve dans ce stade les formes de transition entre les granulations cytoplasmiques et les plastes différenciés.

L'examen rapide d'une paraphyse adulte, isolée dans l'eau pure, n'ajoute rien aux détails vus et dessinés par HEDWIG. Les cellules, parfaitement transparentes, renferment des chloroplastes nombreux. Ces chloroplastes sont arrondis ou étranglés en biseau, et il est à noter que de telles formes de division, d'ailleurs communes, se rencontrent néanmoins plus fréquemment dans la cellule apicale (Pl. II, fig. 3). Cette cellule paraît, d'autre part, garder plus longtemps que les autres sa vitalité. Elle ne présente, en effet, qu'assez tard les aspects de dégénérescence traduits par le gonflement ou la déformation des plastes généralement manifestés de bien meilleure heure dans les cellules de la région moyenne ou de la base (1).

Les chloroplastes adultes et en pleine activité renferment dans leur masse des granulations petites au nombre de dix ou vingt, et isolées les unes des autres par la substance

(1) L'image ainsi réalisée suggère un rapprochement avec ce qui a été vu par P. DANGEARD (p. 128). Peut-être les divers aspects notés par cet auteur sont-ils dus aux âges différents des cellules considérées. La présence dans certaines de corps gras (uniquement présents dans les paraphyses en voie de désorganisation), et dans d'autres de vacuoles en réseau (uniquement présentes dans les paraphyses jeunes), vient à l'appui de cette idée, que j'avance d'ailleurs comme une simple hypothèse.

fondamentale du plaste. La liqueur iodo-iodurée colore ces granulations en noir, mettant ainsi en évidence leur nature amylacée. Enfin, lorsque les chloroplastes, assez peu nombreux, permettent d'examiner le cytoplasme, on y reconnaît des granulations immobiles et un réseau réfringent et superficiel à mailles lâches qui correspond sans aucun doute à l'insertion sur la couche protoplasmique doublant la membrane cellulaire des travées délicates séparant entre elles les vacuoles maintenant très développées.

Lorsque la paraphyse vieillit, ses chloroplastes disparaissent. Cette disparition est précédée par une déformation qui se traduit souvent par la vésiculation de ces éléments. Ils paraissent alors plus gros, et leur teinte est plus claire. En définitive, la paraphyse âgée, dont les parois teintées en jaune indiquent un vieillissement marqué, ne renferme plus que des filaments irréguliers et des grains de diamètre variable plus réfringents que le milieu environnant.

Parmi ces éléments, les uns, toujours granuleux, se colorent par le sudan III. Ce sont des corps gras dont la valeur ne saurait être ici mise en doute. Ils accompagnent la cytolyse et en sont l'un des résultats. Ils sont non pas à proprement parler des excreta, mais des produits de désintégration cellulaire.

A côté d'eux, et jamais colorés par le sudan III, se retrouvent des grains et des filaments irréguliers. Ces derniers sont souvent plus ou moins moniliformes et rappellent l'aspect des chloroplastes en voie de régression. Mais, en dépit d'une ressemblance superficielle, ils n'ont rien de commun avec un chondriome. Il y a ici dégénérescence et non pas régression (1). L'état de la cellule qui les renferme en fait foi.

Le rouge neutre n'a une action nette que sur les paraphyses jeunes. Il colore, dans les premiers stades, des vacuoles en tous points analogues à celles que j'ai décrites au début de

(1) KHOLODNYI [1922] a montré que, dans les vieilles feuilles submergées de *Salvinia natans*, les chloroplastes subissent une dégénérescence analogue. Cet auteur estime, lui aussi, que les plastes dégénérés n'ont rien de commun avec les chondriosomes, malgré leur similitude apparente.

l'évolution de l'anthéridie (Pl. I, fig. 4). Je n'y reviendrai pas. Dans les cellules d'âge moyen, elles sont moins nombreuses, mais s'imprègnent encore par le rouge neutre. Elles sont alors (Pl. II, fig. 1) tantôt colorées de façon homogène, tantôt incolores et renferment un ou plusieurs corpuscules d'un rouge plus foncé. Assez fréquemment aussi, les corpuscules intravacuolaires sont présents dans une vacuole dont le contenu est légèrement teinté en rose.

Dans les paraphyses adultes, le rouge neutre est sans action. Il n'en est pas moins certain que des vacuoles existent. En effet, en mettant à part leur mise en évidence par d'autres méthodes, la forte contraction cellulaire produite par leur immersion dans un liquide hypertonique est une preuve suffisante de leur présence à ce stade.

2. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de REGAUD). — *Mnium spinosum* (Pl. IV, fig. 2). — La paraphyse adulte présente en général une contraction très marquée due à l'exosmose du suc vacuolaire. Le contenu cellulaire est en général détaché de la membrane et plus ou moins condensé au centre de la cellule, ce qui en rend l'étude difficile. Dans les cas favorables où la plasmolyse a été moindre, on peut reconnaître facilement un noyau très petit suspendu au centre de la cellule par des travées protoplasmiques. Ces travées sont insérées, d'autre part, sur une couche pariétale de protoplasme d'autant plus nette ici qu'elle a généralement perdu tout contact avec la membrane cellulosique et est entièrement isolée. Le protoplasme périnucléaire, le protoplasme pariétal et les travées protoplasmiques intervacuolaires renferment des mitochondries et des chloroplastes parfaitement distincts et se colorant avec la même netteté par la fuchsine acide et par l'hématoxyline.

3. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de CHAMPY-KULL). — *Mnium spinosum*. — La cellule initiale de la paraphyse, de même que la cellule initiale de l'anthéridie, est absolument dépourvue de grains osmio-réducteurs. Ils sont également absents dans les stades ultérieurs. Ces stades présentent des vacuoles

de grandes dimensions, qui, en se vidant sous l'action plasmolytante du fixateur, entraînent une telle contraction de la cellule qu'il est impossible de rien distinguer dans une préparation colorée. Les coupes non colorées dans lesquelles les constituants cellulaires ont gardé une transparence parfaite permettent, au contraire, d'affirmer absolument l'absence de corps gras.

Les derniers stades correspondant à la cytolyse définitive et dans lesquels j'ai décrit ci-dessus l'apparition de corps gras sont malheureusement trop fragiles, en raison de leur contenu presque liquide, pour subir sans se détériorer les longues manipulations de la fixation et de l'inclusion. Lorsqu'on les retrouve dans les préparations montées, ils sont dans un état de désorganisation qui n'en permet pas l'étude.

§ III. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Les faits exposés dans ce chapitre sont en désaccord évident avec le travail publié par ALVARADO en 1923. En effet, d'après mes recherches, la paraphyse dérive d'une cellule qui non seulement n'est pas privée de chloroplastes, mais encore les conserve durant toute son évolution.

Le processus décrit par ALVARADO et celui que j'ai décrit moi-même paraissent donc incompatibles et le seraient en effet si mes recherches, déjà brièvement exposées en 1927, n'en permettaient une explication raisonnable. J'ai exposé alors pour la première fois, — et j'ai d'ailleurs mis en relief dans le présent ouvrage, — l'indifférence structurale du chondriome dans la cellule génératrice de l'axe des Mousses. Or, les paraphyses en dérivent plus ou moins directement. D'autre part, dans tous les cas, ces organes adultes renferment des chloroplastes. Si ces derniers ne leur sont pas fournis d'emblée, ils devront nécessairement, selon le mode ordinaire, se différencier à partir d'un chondriome préexistant. C'est précisément ce qu'a décrit ALVARADO.

D'après cet auteur, le chondriome présent dans la cellule initiale de la paraphyse est précisément identique à celui que j'ai décrit dans les cellules initiales de *Gasterogrimmia*

crinita et de *Rhynchostegium Megapolitanum*. Dans l'un et l'autre cas, les chondriosomes se présentent sous forme de filaments et de grains réguliers. Dans l'un et l'autre cas, il y a formation de chloroplastes aux dépens des filaments et aux dépens des grains.

Cette idée de l'incertitude morphologique du chondriome trouve un nouvel appui dans le travail de P. DANGEARD. Il décrit en effet, associés à un « cytome » toujours identique, tantôt des plastes, tantôt des chondriocontes. En sorte qu'on retrouve non seulement dans la même espèce, mais encore dans le même poil, les deux types connus de chondriome : le type plasto-mitochondrial et le type chondriocontomitochondrial.

Les chloroplastes adultes gardent longtemps encore la faculté de se diviser. Il est curieux de retrouver dans la paraphyse, longtemps après la maturité et l'évacuation des anthéridies qu'elles accompagnent, des chloroplastes en voie de bipartition. Cet accroissement en nombre fait ainsi de la paraphyse, dont le rôle protecteur n'a plus de raison d'être, un organe assimilateur au même titre que la phyllidie.

Cet accroissement des chloroplastes est accompagné par une diminution concomitante du noyau. Relativement volumineux dans la cellule initiale de la paraphyse, il se réduit notablement dans les cellules de l'organe adulte, dont l'activité génératrice est nulle, mais dont les chloroplastes nombreux traduisent une activité assimilatrice intense.

Les vacuoles ne se présentent avec un aspect réticulé que dans les stades jeunes. Ces formes correspondent sans aucun doute à un morcellement de vacuoles préexistantes. Plus tard, les vacuoles s'arrondissent. A ce stade, elles se colorent par le rouge neutre. Ce colorant se porte alors constamment sur les corpuscules intravacuolaires lorsqu'ils existent. Dans ce cas, le liquide vacuolaire peut être coloré ou non. Lorsque les corpuscules intravacuolaires sont absents, le liquide vacuolaire se colore toujours. Aussi peut-on affirmer que l'élément vacuolaire colorable par le rouge neutre est une substance dissoute, ou du moins en suspension colloïdale, et

pouvant se précipiter partiellement ou totalement sous forme de corpuscules irréguliers.

Les corps gras sont absents dans les paraphyses jeunes ou adultes. Ils apparaissent, et toujours en petite quantité, dans les cellules âgées de l'organe, au moment où se manifeste une désorganisation cytoplasmique se traduisant également par une déformation des chloroplastes. Il faut donc, ici encore, leur refuser la valeur de substances de réserve. Ce sont des produits de désintégration protoplasmique accompagnant la déchéance physiologique de la cellule.

CHAPITRE VIII.

L'archégone.

§ I. — HISTORIQUE.

L'évolution de l'archégone chez les Mousses n'a fait jusqu'à présent l'objet d'aucune étude spéciale. Les quelques indications recueillies çà et là sont peu importantes et toujours fragmentaires.

Pour SCHIMPER [1848], l'archégone a, comme l'antheridie, son origine dans une seule cellule. La partie inférieure de l'organe se renfle bientôt autour d'un « nucleus » amylicé (1), puis, après l'ouverture du col, l'archégone se gonfle et se remplit de granulations vertes (2).

Le gros travail d'HOFMEISTER [1851] n'apporte aucun détail nouveau. L'auteur ne donne pas de description cytologique de l'archégone. Cependant, ses dessins (3) laissent supposer que l'organe jeune renferme un contenu homogène finement granuleux, tandis qu'à un âge plus avancé des grains plus gros apparaissent, correspondant peut-être aux chloroplastes (4).

Dans son mémoire sur les Sphaignes, SCHIMPER [1857] donne quelques indications plus précises. La cellule initiale de l'archégone se distingue de celle de la phyllidie par des dimensions et un noyau plus grands. Cette cellule donne un massif cellulaire d'un vert intense dû à de nombreux chloroplastes (4). La « cellule germinative » occupe le centre de l'organe. Elle a un contenu aqueux, presque hyalin, et ren-

(1) P. 32-33.

(2) P. 51.

(3) Pl. XIV, fig. 4 et 8, *Phascum cuspidatum*.

(4) P. 47.

ferme deux grands noyaux situés à ses pôles, plus visibles à cause des granulations vertes périphériques qui rayonnent en tous sens (1).

Quarante ans s'écoulèrent avant que GAYET reprenne ces recherches. En 1897, il entreprit l'étude systématique de l'archégone chez les Muscinées, et il reconnut sur du matériel fixé, malgré l'imperfection d'une technique alors nouvelle, quelques détails cytologiques intéressants.

Chez *Sphagnum papillosum*, l'oosphère jeune présente un gros noyau à deux nucléoles et un petit corps extra-nucléaire, « qui est probablement un nucléole expulsé ». Cette structure s'efface quand l'oosphère mûrit, et, à maturité, le protoplasme très dense renferme de nombreux chromatophores entourés d'une zone plus ou moins hyaline (2).

Chez *Pleuridium*, le protoplasme est homogène (3) et renferme un énorme noyau (4). L'auteur ne décrit ni ne figure ici de chloroplastes.

Les détails donnés par HOLFERTY [1904] à propos de *Mnium cuspidatum* sont surtout anatomiques. C'est dans l'explication des planches qu'il faut trouver le seul détail intéressant. Le cytoplasme homogène, finement granuleux, montre dans certains cas (5) une à trois masses de chromatine intracytoplasmique, ce qui, dit l'auteur, est fort commun chez les œufs (6).

CAMPBELL [1905] note que les jeunes archégones de *Funaria hygrometrica* sont entièrement incolores (7). L'œuf mûr est d'aspect granulaire avec, en un point, une petite tache réceptrice (8). Le noyau est de dimensions modérées, et son matériel chromatique est peu abondant, exception faite d'un gros nucléole.

C'est encore d'après les figures données par J. et W. DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN [1907] qu'on peut conclure, dans l'œuf de *Polytrichum piliferum*, à l'existence d'un cytoplasme granuleux, homogène et sans chloroplastes (9).

(1) P. 47.

(2) P. 207.

(3) P. 218.

(4) P. 219.

(5) Fig. 26, 28, 29, 33.

(6) P. 125.

(7) P. 200.

(8) P. 202.

(9) Taf. I, fig. 1.

Toutefois les auteurs dessinent près du noyau un corpuscule qu'ils nomment centrosome (1); bien que, dans les cinèses ultérieures, de tels corps puissent être absents (2) ou présents en nombre variable, et alors répartis d'une façon quelconque au niveau des pôles ou ailleurs (3).

Enfin, pour SAPEHIN [1913*b*], l'œuf de *Bryum* sp., dérivant de cellules qui contiennent de nombreux plastides, en renferme aussi « plusieurs et même beaucoup » (4) accompagnés de chondriosomes, qu'il figure sous forme de grains ou de courts bâtonnets irréguliers. Il n'en donne d'ailleurs aucune description, non plus que du protoplasme, qui, dans son dessin, paraît dense (5).

§ II. — RECHERCHES PERSONNELLES.

1. MATÉRIEL VIVANT. — *Hylocomium splendens*. — L'étude vitale des organes femelles est difficile à réaliser. Leur découverte au sommet de bourgeons peu différents des bourgeons végétatifs est mal commode, et évidemment d'autant plus malaisée que les organes en question sont moins développés. Plus tard, le massif cellulaire est trop épais pour qu'on puisse exactement reconnaître par transparence les éléments qui le constituent. A peine peut-on noter dans les cellules superficielles des chloroplastes verts, très petits, et passant peu à peu à des granulations le plus souvent alignées le long des travées cytoplasmiques séparant quelques vacuoles arrondies et petites. A travers la double rangée de cellules constituant la paroi de l'archégone mûr, on peut difficilement distinguer l'œuf, dont la teinte est grisâtre et l'aspect homogène.

2. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de REGAUD). — *Hylocomium splendens* (Pl. V, fig. 14 à 18; Pl. VIII, fig. 4; Pl. XI, fig. 10). — Les archégones, au nombre de huit ou dix, prennent naissance au sommet d'un rameau court, dont la constitution est à peu près exactement celle que j'ai décrite pour l'axe

(1) P. 39.

(2) Taf. I, fig. 2, *b*.

(3) Taf. I, fig. 2, *a*.

(4) P. 322.

(5) Taf. XIV, fig. 5.

végétatif de *Gasterogrimma crinita* et de *Rhynchostegium Megapolitanum*. Les cellules de la base (Pl. V, fig. 13) renferment un protoplasme vacuolisé, dans lequel sont répartis, autour d'un noyau central, des chloroplastes amylières typiques, des grains et, plus rarement, des bâtonnets courts, faiblement incurvés. Plus près du sommet de l'axe, les chloroplastes sont plus petits et ne sont pas amylières. Enfin, au niveau de l'extrémité élargie de l'axe, les cellules renferment un chondriome très net, mais pas de chloroplastes (Pl. V, fig. 14). Dans ces cellules, les éléments filamenteux du chondriome sont plus abondants que dans les cellules de la base. Bien que dans ces dernières ils ne soient pas totalement absents, ce fait appuie l'hypothèse d'une identité entre les chloroplastes et les chondriocotes.

C'est aux dépens de ces cellules que les archéogones prennent naissance. De ce fait, la cellule initiale de l'organe (Pl. V, fig. 14) est dépourvue de chloroplastes. Elle renferme un cytoplasme vacuolisé, un noyau et un matériel granuleux ou filamenteux analogue à celui des cellules voisines, mais souvent plus nettement indiqué. Cette cellule fait saillie vers l'extérieur. Elle manifeste alors une polarité due au fait que les vacuoles sont plus petites et plus nombreuses vers le sommet, plus grandes et moins nombreuses vers la base (Pl. V, fig. 14 et 15). Une cloison transversale divise cette cellule en deux, puis d'autres cloisons interviennent, donnant un massif cellulaire qui différencie bientôt une assise superficielle enveloppant une cellule centrale destinée à donner l'oosphère et les cellules du canal. Cette cellule s'accroît plus que les autres. Ses vacuoles, toujours arrondies, sont peu nombreuses et uniformément réparties dans toute son étendue (Pl. V, fig. 17 et 18). Entre elles, on retrouve des filaments flexueux entremêlés de grains et de très courts bâtonnets (Pl. V, fig. 16 et 17). C'est de cette cellule que dérive l'œuf proprement dit, toujours revêtu au moment de sa maturité par deux assises cellulaires résultant du clivage de l'assise unique préexistante. Le cytoplasme de cet œuf renferme un matériel chromophile analogue à celui de la cellule qui lui a donné naissance. Il est cependant

plus abondant, et les grains et les bâtonnets courts sont proportionnellement beaucoup plus nombreux que dans les premiers stades (Pl. V, fig. 18).

La présence, dans l'un des œufs étudiés (Pl. XI, fig. 10), de deux masses fuchsinophiles présentant l'aspect de plastes n'est pas en désaccord avec ces observations. L'œuf en question appartient, en effet, à un archégone âgé, comme en font foi les deux assises pariétales qui l'entourent, et il est probable qu'il s'agit, dans ce cas, d'un œuf non fécondé dans lequel commence à se manifester le gonflement des plastes qui prélude à la mort cellulaire. Dans tous les cas, s'il s'agit de chloroplastes, leur différenciation est tardive et peut être en rapport avec une fécondation préalable de l'œuf qui les contient.

Les cellules de la paroi (Pl. VIII, fig. 4) ne renferment jamais de chloroplastes amylofères, même dans l'archégone âgé. Les travées protoplasmiques insinuées entre les vacuoles renferment néanmoins, parmi des mitochondries abondantes, quelques grains fuchsinophiles de dimensions plus grandes qu'une comparaison avec les images fournies par l'examen du matériel vivant permet de rapporter au plastome. Ils sont toujours médiocrement développés et n'élaborent jamais d'amidon.

Funaria hygrometrica (Pl. VIII, fig. 1 à 3). — Le matériel étudié ici ne m'a pas fourni toute la série des images illustrant le développement de l'archégone. Certains faits nouveaux sont cependant à noter.

L'extrémité de l'axe végétatif a une constitution cytologique analogue à celle que j'ai décrite chez *Mnium punctatum* et *Hypnum fluitans*. Plastes et chondriosomes coexistent (Pl. VIII, fig. 1) ; ces derniers sont toutefois relativement plus abondants. Il paraît donc assez probable que la cellule initiale du premier archégone est bâtie sur ce type ; mais il n'en est pas de même pour les suivants. Celui que je décris appartient à un bourgeon femelle déjà âgé. Il s'y trouve en effet à côté d'un autre archégone dont les dimensions et la structure indiquent nettement une évolution vers le sporogone. L'un comme l'autre sont fixés sur un axe qui, à ce

niveau, est formé de cellules d'aspect adulte. Les mitochondries y sont, il est vrai, très abondantes, et les chloroplastes peu nombreux (deux à trois par cellule), mais ces derniers sont de grandes dimensions, presque aussi développés que dans les phyllidies, et le protoplasme qui les renferme est réduit à de minces travées s'insinuant entre des vacuoles grandes et irrégulières. Le noyau est petit. C'est sans aucun doute une cellule analogue qui, par des divisions répétées, donne le massif cellulaire destiné à se transformer en archégone.

Dès le début de son évolution, ce massif isole une rangée cellulaire et, au stade que je décris, l'archégone se réduit à deux cellules superposées entourées de toutes parts par une assise cellulaire qui donnera la paroi de l'organe. Ces cellules pariétales (Pl. VIII, fig. 2) ont, à peu de chose près, la structure des cellules de l'axe décrites ci-dessus. Cependant les vacuoles plus réduites, les chloroplastes notablement plus petits, le noyau plus gros, le nucléole plus développé et plus chromophile, sont autant d'indications d'un retour à l'état embryonnaire accompagnant l'évolution nouvelle manifestée dans ces cellules. Cette tendance s'exagère encore dans les cellules profondes (Pl. VIII, fig. 3), et la cellule inférieure surtout en marque à ce stade l'apogée. Les chloroplastes y sont pratiquement absents. A peine peut-on en retrouver quelques-uns encore reconnaissables à leurs dimensions, mais déjà modifiés dans leur forme. Le protoplasme plus dense ne renferme que de rares et minuscules vacuoles. Le noyau est de grandes dimensions. Il en est de même pour le nucléole, qui est très net et fortement coloré.

Toutes les cellules composant cet archégone en voie d'évolution renferment des mitochondries, et comme je l'ai déjà signalé dans la cellule génératrice de l'axe et au début du développement de l'anthéridie, toutes les formes intermédiaires entre le plaste adulte et le grain s'y retrouvent. J'ai précédemment indiqué les diverses interprétations auxquelles pouvait donner lieu cette observation. Je noterai simplement ici, une fois encore, l'impossibilité où l'on se trouve de distinguer précisément les deux catégories (plastés

et chondriosomes) si nettement définies dans la cellule de l'axe.

Je n'ai pas obtenu, chez cette espèce, de préparation concernant l'archégone mûr. Il est néanmoins probable que la tendance manifestée par la cellule profonde la plus inférieure s'accuse de plus en plus jusqu'au moment où, transformée en œuf, elle ne présente plus dans son sein que des chondriosomes, parmi lesquels les éléments provenant des anciens plastes ne peuvent être reconnus.

3. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de CHAMPY). — *Funaria hygrometrica*. — Ici encore, je n'ai pu réunir tous les stades évolutifs de l'archégone. Il m'est impossible de donner aucun détail sur la cellule initiale de l'organe. Mais les préparations non colorées permettent d'affirmer de façon absolue l'absence de granulations grasses dans tous les autres stades. Les cellules pariétales comme les cellules profondes en sont totalement dépourvues, et l'oosphère elle-même n'en contient pas.

Les préparations colorées par la fuchsine acide donnent des résultats entièrement superposables à ceux que fournit la méthode de REGAUD. Je n'y reviendrai pas.

§ III. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Les dimensions relativement grandes de l'archégone et de l'œuf se prêtent aisément à l'étude, et leur évolution, très simple, n'a pas donné lieu à de nombreuses discussions. Les quelques auteurs qui décrivirent ces organes le firent, semble-t-il, sans y attacher une très grande importance, et d'une façon pour ainsi dire secondaire.

Aucun ne parle nommément de la cellule initiale de l'archégone. Les premiers détails fournis à ce sujet concernent des organes jeunes, mais déjà différenciés. Pour CAMPBELL [1905], ces jeunes archégonies sont entièrement incolores. Pour SCHIMPER [1857], au contraire, et pour SAPEHIN [1913 b], ils renferment des chloroplastes nettement caractérisés.

Ces observations ne sont pas contradictoires. Elles con-

cordent d'ailleurs l'une et les autres avec ce que j'ai décrit dans ce chapitre, d'une part chez *Hylocomium splendens*, d'autre part chez *Funaria hygrometrica*. J'ai déjà donné, à propos de la paraphyse, l'explication de cette anomalie apparente. Selon que les cellules formant l'extrémité de l'axe archégoniophore renferment un chondriome avec plaste ou un chondriome sans plaste, les cellules initiales des archégonies ont l'une ou l'autre de ces constitutions. Mais, comme pour l'axe, un état d'équilibre correspondant à l'organe adulte tend à s'établir. Sa réalisation, à partir de structures répondant à deux types distincts, s'opère de deux façons parallèles et inverses. Dans le premier cas, les chloroplastes persistent dans les cellules pariétales et régressent au niveau des cellules profondes ; dans le second cas, le chondriome demeure inchangé dans la région profonde, mais différencie dans les cellules pariétales des chloroplastes pouvant d'ailleurs rester fort petits.

Dans aucun cas, contrairement aux affirmations de SAPEHIN, je n'ai vu persister les chloroplastes durant toute l'évolution de l'archégone. Ils sont absents de l'œuf mûr. On pourrait, il est vrai, être tenté de rapporter au plastome certaines formations fuchsinophiles présentes dans l'œuf âgé. Mais il est probable qu'elles correspondent à des déformations pathologiques du chondriome. Elles sont, en effet, d'apparition tardive, et je montrerai chez les Hépatiques que de telles déformations sont fréquentes chez les œufs arrivant à la fin de leur existence sans avoir été fécondés. D'ailleurs, en admettant qu'il s'agisse de chloroplastes, ceux-ci seraient dus à une différenciation précédant de fort peu la germination de l'œuf, et celui-ci n'en présenterait pas moins, à un moment donné de son existence, un chondriome uniquement formé de chondriocentes et de mitochondries.

C'est sans doute à des chondriosomes, déformés pour la raison que je viens d'exposer ou mal fixés, qu'il faut rapporter le « nucléole expulsé » vu par GAYET [1897] chez *Sphagnum papillosum*, les masses de chromatine intracytoplasmiques dessinées par HOLFERTY [1904] chez *Mnium cuspidatum* et les « centrosomes » multiples, uniques ou absents, reconnus

par J. et W. DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN [1907] dans l'œuf de *Polytrichum juniperinum*.

Ces faits, que l'on peut rapprocher des extrusions chromatiques décrites dans le tissu spermatogène par WILSON et WALKER, admettent la même explication. Mais, dans tous les cas, et quelle que soit l'interprétation admise, les structures décrites par GAYET, HOLFERTY et J. et W. DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN, ne sauraient être homologuées à des chloroplastes. Pour tous les auteurs précités, ces derniers sont absents de l'œuf. SAPEHIN seul en note, et de nombreux. Ce que nous savons du polymorphisme du chondriome chez les Muscinées empêche de nier absolument la possibilité d'un tel aspect. Elle paraît pourtant bien douteuse, et il semble, pour les raisons exposées plus haut, qu'il ne faille pas faire grand fond sur cette observation, d'ailleurs très superficielle. Il paraît plus probable que SAPEHIN a vu des formes de dégénérescence du chondriome et que, ayant vu d'autre part des chloroplastes vrais dans les cellules donnant naissance à l'œuf, il en déduisit, sans pousser plus loin ses investigations, une relation génétique entre ces deux formations.

L'œuf privé de plastes est, de ce fait, privé d'amidon. De plus, aucune trace de corps gras ne s'y manifeste. Il ne renferme donc rien qui puisse s'interpréter comme une réserve d'aliments ternaires. C'est là un fait à retenir. Formé aux dépens d'une plante qui le nourrit et sur laquelle il vivra en parasite, des réserves nutritives lui sont inutiles. Il n'est pas sans intérêt de rappeler ici que, chez les animaux, les œufs oligolécithiques développés eux aussi en parasite sur l'organisme maternel ont un matériel deutoplasmique particulièrement réduit (1).

(1) BRACHET (1921), p. 18.

CHAPITRE IX.

Le sporophyte.

Malgré sa complexité anatomique, la constitution cytologique du sporophyte est assez simple pour ne pas nécessiter un chapitre particulier correspondant à chacune de ses régions. En effet, si l'on met à part le tissu sporogène dont l'évolution est spéciale, toutes les autres cellules constituant l'organe répondent à la structure normale de la cellule végétale assimilatrice et ne se distinguent les unes des autres que par leurs formes, leurs dimensions et les proportions variables de leurs éléments constitutifs.

§ I. — HISTORIQUE.

C'est encore SCHIMPER qui donna, en 1848, les premières indications cytologiques sur les spores et les éléments dont elles dérivent. Les initiales sporogènes sont plus longues que larges et remplies de granulations fines qui les rendent obscures (1). Après une série de divisions, les spores se forment. Toutes renferment une huile grasse souvent réunie en gouttelettes assez grandes, de la chlorophylle et des granulations colorables en jaune par l'iode, mais pas d'amidon (2). Lors de la germination, les chloroplastes augmentent en nombre et l'huile disparaît (3).

Pour HOFMEISTER [1851], les cellules initiales sporogènes renferment au début de leur évolution un gros noyau central transparent et à nucléole unique. Ce noyau est bien visible au milieu d'un protoplasme granuleux (*Funaria hygrome-*

(1) P. 76.

(2) P. 77.

(3) P. 5.

trica) (1). Chez *Fissidens bryoides*, la spore formée à l'intérieur de la sporogonie renferme un contenu formé de composés protéiques de dextrine et de corpuscules amylacés. Lorsque les spores se libèrent de la membrane de la cellule-mère, des gouttelettes d'huile y apparaissent (2).

SCHIMPER [1857], dans sa monographie des Sphaignes, donne quelques détails nouveaux sur ce même sujet. L'archesporium est formé d'une seule rangée de cellules aplaties et plus chargées de chlorophylle que les autres (3). La couche génératrice des spores est très chlorophylleuse (4). La chlorophylle est toujours présente pendant la formation des tétraspores, et, dès le premier commencement de la formation des sporules, de l'huile apparaît sous forme de nombreuses gouttes se réunissant souvent en une seule lorsque la spore est mûre (5). Cette huile sera absorbée au moment de la germination (6). La spore mûre contient des granules grisâtres passant au jaune puis au noir par l'iode. C'est un dépôt d'albumine et d'amidon qui se colore en vert lorsque la spore va germer (7).

Dix ans plus tard, MULLER [1867] indique que les cellules de la capsule sont toutes semblables au moment où celle-ci apparaît. Elles sont remplies par un protoplasme finement granuleux et pourvues de chlorophylle (8).

Les sporogonies, lorsqu'elles ont achevé leur évolution, ont un protoplasme très finement granuleux, qui, au contact de l'eau et à cause de nombreuses vacuoles plus ou moins grandes, paraît sombrement nuageux et très opaque. Les cellules de la columelle renferment alors de l'amidon en petits grains recouverts d'une mince pellicule de chlorophylle (9).

GEBEL [1898] reconnaît, chez *Nanomitrium* et *Ephemerum*, que les cellules de la columelle contiguës à l'archesporium sont très riches en contenu. Elles servent seulement à la nutrition et sont détruites avant la maturation des spores. Elles tiennent en réserve de l'eau et des substances nutri-

(1) P. 72.

(2) P. 73.

(3) P. 51.

(4) P. 52.

(5) P. 53.

(6) P. 14.

(7) P. 14.

(8) P. 242.

(9) P. 243.

tives, par exemple de l'amidon (1). Aucun détail intéressant n'est donné sur les spores ni sur les éléments sporogènes.

SAPEHIN enfin, appliquant pour la première fois les méthodes cytologiques modernes à ces recherches, en publie en 1911 les résultats. Les cellules de l'embryon renferment de nombreux chloroplastes (2), mais leur division s'arrête pendant que la division de la cellule continue, en sorte que chaque cellule initiale sporogène en contient à un moment donné un seul. Ce chloroplaste unique se divise dorénavant avant le noyau, donnant ainsi deux chloroplastes-fils qui se situent aux pôles du fuseau et accompagnent les noyaux-fils (3). Ainsi chaque cellule-mère de spore contient seulement un chloroplaste aplati et élargi (4), et chaque jeune spore est également pourvue d'un chloroplaste et d'un noyau. Le chloroplaste se divise habituellement lorsque la spore mûrit, en sorte que chaque spore mûre en renferme plusieurs (5). Les chloroplastes peuvent être verts tout le temps, mais, dans la majorité des cas, ils sont incolores durant la division nucléaire, dans la jeune spore et même aussi dans la spore âgée (6). Les gouttes d'huile préexistent en plus ou moins grande quantité dans les cellules-mères des spores. Elles se retrouvent dans la spore mûre (7).

Deux ans plus tard [1913b], le même auteur confirme la présence d'un chloroplaste unique dans les cellules sporogènes. Plus tard, ce chloroplaste se multiplie, et la spore en renferme plusieurs. En outre, il y a des chondriosomes dans la cellule apicale de l'embryon, dans les cellules du sporogone, dans les cellules de l'archesporium et dans la spore. Ces chondriosomes sont le plus souvent en forme de mitochondries, mais se présentent souvent aussi avec l'aspect de chondriocôtes et de chondriomites.

§ II. — RECHERCHES PERSONNELLES.

1. MATÉRIEL VIVANT. — *Funaria hygrometrica* (fig. V ; Pl. II, fig. 3 ; Pl. XI, fig. 23 et 24). — Au moment où se

(1) P. 376.

(2) P. 493.

(3) P. 494.

(4) P. 492.

(5) P. 493.

(6) P. 494.

(7) P. 495.

différencie l'archesporium, le sporophyte présente déjà la structure anatomique qu'il conservera désormais. Le sommet du pédicelle, peu à peu renflé, forme l'apophyse ou base de l'urne continuée par le sporange proprement dit. Ces deux régions sont, à ce stade, macroscopiquement indistinctes chez *Funaria hygrometrica* ; mais une coupe longitudinale dans l'urne permet de les reconnaître aisément. On peut alors noter que l'apophyse est notablement plus développée que le sporange. Ce dernier, au contraire, sera très prépondérant chez le sporophyte entièrement développé.

L'urne tout entière présente à considérer un épiderme continu. On sait que cet épiderme porte des stomates dans la région apophysaire, qui est ainsi bien délimitée. Au-dessous de cet épiderme, une zone cellulaire continue et transparente enveloppe tout l'organe. Cette zone, réduite à une seule assise au niveau de l'apophyse, est généralement plus épaisse dans la région sporangiale. Les cellules qui la constituent sont à peu près complètement privées de chloroplastes. Par contre, elles renferment en assez grande abondance des granulations arrondies réfringentes et très petites. Aucun noyau n'est visible.

La zone sous-jacente est, au contraire, pourvue de très nombreux chloroplastes. Cette zone, homogène dans la région apophysaire, se subdivise en trois couches au niveau du sporange. La plus externe est dense et formée de cellules régulières de grandes dimensions. Elle est suivie par une couche moyenne très lacuneuse constituée par de grandes cellules étirées dans le sens radial. Ces cellules, disposées en files plus ou moins anastomosées entre elles, réalisent un lien entre la couche externe et la couche interne formée de deux ou trois assises cellulaires à petits éléments. La densité du tissu et l'abondance des chloroplastes s'opposent en général à un examen approfondi. Seule, la couche moyenne se prête à une étude assez facile. Néanmoins, même dans ce cas, on ne peut reconnaître en dehors des chloroplastes que quelques granulations réfringentes analogues à celles qui ont été décrites dans la zone sous-épidermique.

A la zone chlorophyllienne succède, vers l'intérieur, une

zone parenchymateuse à cellules assez régulières et où les chloroplastes sont beaucoup moins nombreux. Cette zone forme l'axe de l'organe et peut s'homologuer à une région médullaire. Elle se continue à travers l'apophyse et le sporange, où elle prend le nom de columelle. A ce niveau, les cellules sont notablement plus petites qu'au niveau de l'apophyse, mais leur structure est identique. La faible densité des éléments chlorophylliens permet de reconnaître aisément

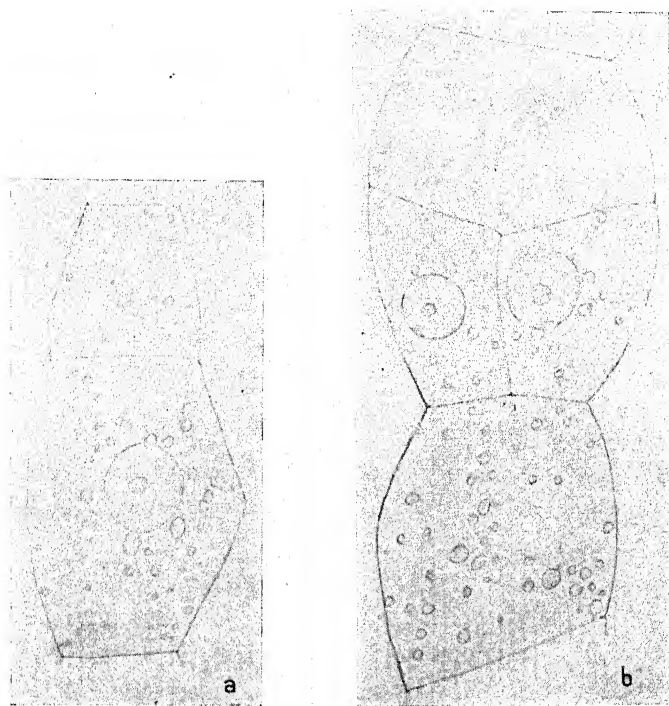


Fig. V. — *Funaria hygrometrica*. — a, cellules de l'assise initiale sporogène (archesporium); b, zone sporogène après le clivage des cellules archesporiales.

un gros noyau arrondi à nucléole central petit et des granulations réfringentes jalonnant les travées protoplasmiques (Pl. II, fig. 3).

C'est dans la région centrale du sporange, entre la columelle et la couche interne de la zone chlorophyllienne, qu'une assise de cellules formant un cylindre creux se différencie. C'est l'assise initiale sporogène d'où dérivent les spores.

Les cellules qui la constituent (fig. V, *a*) sont petites. Leur protoplasme est dense. Il ne présente à l'examen que des granulations à peu près sphériques et de dimensions irrégulières, bien que toujours minimales. Le noyau central est souvent visible. Il est relativement gros, et son nucléole central est petit.

Après un certain temps d'accroissement, qui donne aux cellules de l'archesporium un aspect distendu et renflé, elles se divisent d'abord dans le sens radial, puis dans le sens tangentiel (fig. V, *b*). La zone de tissu sporogène qui en résulte évolue durant un certain temps sans changement appréciable dans sa constitution cytologique. Les cellules succédant à la dernière génération sont les sporogonies. Elles s'isolent, s'arrondissent et subissent alors simultanément une double division réductionnelle. Lorsque la méiose est réalisée, les spores, au nombre de quatre, et disposées en tétrade, sont enfermées dans la membrane de leur cellule-mère. Mais cette membrane se résorbe bientôt, et les spores libérées s'arrondissent et s'accroissent jusqu'à reprendre des dimensions à peu près égales à celles de la sporogonie. En même temps, leur membrane s'épaissit progressivement et se cutinise peu à peu.

Le contenu de la spore sitôt après la méiose est, à peu de choses près, ce qu'il était dans les cellules de l'archesporium. Il est dense et contient des grains réfringents d'égales dimensions ne laissant soupçonner entre eux aucune cavité cytoplasmique. Les noyaux se voient difficilement. Ils sont beaucoup plus petits que dans le tissu sporogène.

Les spores libérées et arrondies ont un contenu un peu différent. Les grains deviennent inégaux, soit par accroissement de certains d'entre eux, soit par confluence de grains moins développés. Leur disposition rend évidente la présence de travées protoplasmiques. Ces travées, invisibles par elles-mêmes, mais jalonnées par les granulations qu'elles renferment, séparent des cavités arrondies peu nombreuses (il peut y en avoir une seule) et optiquement vides. Il semble que l'accroissement de la spore au début de son évolution consiste en un développement rapide et très marqué des

vacuoles accompagné de l'accroissement, en dimensions sinon en nombre, de certaines granulations préexistantes. Il est permis de présumer, d'après tout ce que nous savons par ailleurs, que toutes les granulations ici présentes n'ont pas la même valeur. Mais, dans les conditions actuelles d'examen, aucun fait précis ne peut être fourni à l'appui de cette manière de voir.

Plus tard, la paroi s'épaissit notablement et devient jaunâtre, ce qui est l'indice d'un début de cutinisation. Néanmoins, le contenu est encore bien visible. Sa disposition générale a peu changé. Seules, les granulations ont augmenté en nombre et en volume, ce qui donne à la spore un aspect moins transparent et ne permet plus de distinguer aussi aisément les vacuoles. Parmi les granulations maintenant présentes, les plus grosses, souvent réunies en une seule gouttelette arrondie, présentent une teinte bleutée qui fait présumer leur nature grasseuse. Les autres, toujours sphériques et de dimensions minimales, se situent entre les précédentes (Pl. XI, fig. 25). Il est impossible d'affirmer ici la présence de chloroplastes nettement différenciés. S'ils existent, ils sont peu nombreux et très petits.

L'eau iodée met dans certains cas en évidence un noyau faiblement coloré en jaune, petit, latéral, homogène et sans nucléole visible. Les chloroplastes appartenant aux cellules végétatives de l'organe renferment peu d'amidon. Quelques grains minuscules isolés les uns des autres constituent tout le stock amylicé des chloroplastes les plus gros. Les éléments sporogènes et les spores elles-mêmes, jusqu'au moment de leur mise en liberté, en sont totalement dépourvus.

Le rouge neutre ne m'a donné, dans le cas présent, aucun résultat appréciable. Le vert Janus paraît colorer certaines des plus petites granulations, mais leurs faibles dimensions empêchent d'être absolument affirmatifs.

L'action de l'acide osmique est difficile à préciser en ce qui concerne les cellules végétatives de l'organe et les éléments sporogènes. On sait en effet que toute granulation réfringente et petite s'éteint et paraît noire pour une mise au point déterminée. Par contre, il est certain que les granulations de

plus grande taille présentes dans la spore réduisent le réactif. Elles prennent progressivement une teinte grise, puis noire. La cutinisation et l'imperméabilité de la membrane rendent évidemment compte de cette lenteur dans la coloration.

Le sudan III confirme l'existence d'une notable quantité de graisse dans la spore. En solution dans l'acide lactique et à chaud, il pénètre rapidement la membrane et réunit en une grosse goutte centrale vivement colorée en rouge les gouttelettes éparses dans le cytoplasme (Pl. XI, fig. 24). Il est malheureusement impossible d'appliquer cette méthode à l'étude des cellules sporogènes. Elles sont trop fragiles et subissent, du fait de leur ébullition dans le réactif, une désorganisation violente qui ne permet pas d'en poursuivre l'étude.

Rhynchosstegium Megapolitanum. — La spore mûre présente une structure analogue à ce que nous venons de voir chez *Funaria hygrometrica*. Je ne la décrirai pas à nouveau. Mais, outre les caractéristiques déjà indiquées, il est facile de mettre en évidence une ou plusieurs vacuoles toujours sphériques et se colorant constamment par le rouge neutre. Leur diamètre varie dans de faibles limites et paraît sans influence sur l'intensité de leur teinte.

2. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de REGAUD). — *Gasterogrimmia crinita* (fig. VI ; Pl. VII, fig. 1 et 3 ; Pl. IX, fig. 7 et 8). — Les dimensions réduites du sporophyte de *Gasterogrimmia crinita* permettent aisément d'obtenir des coupes longitudinales complètes et de suivre ainsi, de proche en proche, les modifications intervenant dans sa constitution cytologique.

Le placenta plonge profondément dans les tissus du gamétophyte, dont il est constamment distinct (fig. VI). Son assise superficielle forme autour de lui une gaine nettement différenciée constituée par des cellules dont les parois sont fortement épaissies, surtout du côté externe. Ces cellules sont assez régulières (Pl. VII, fig. 3). Elles renferment un protoplasme abondant chargé de granulations fuchsinophiles isodiamétriques. Il n'y a pas de chloroplastes, et les vacuoles sont généralement invisibles à cause de la densité du contenu granuleux. Dans certains cas cependant, les grains disposés

en ligne laissent soupçonner la présence de travées cytoplasmiques insinuées entre des vacuoles petites, nombreuses et assez régulières. Le noyau est central, souvent un peu déformé. Sa structure est normale.

La région profonde de l'organe est cytologiquement différente. Les cellules sont allongées, abondamment vacuolisées et pauvrement pourvues d'éléments fuchsinophiles, parmi lesquels se reconnaissent quelques chloroplastes, d'ailleurs assez peu développés et peu nombreux. C'est là la structure type de la cellule végétale, et nous la retrouverons, avec quelques modifications de détails, à mesure que nous nous

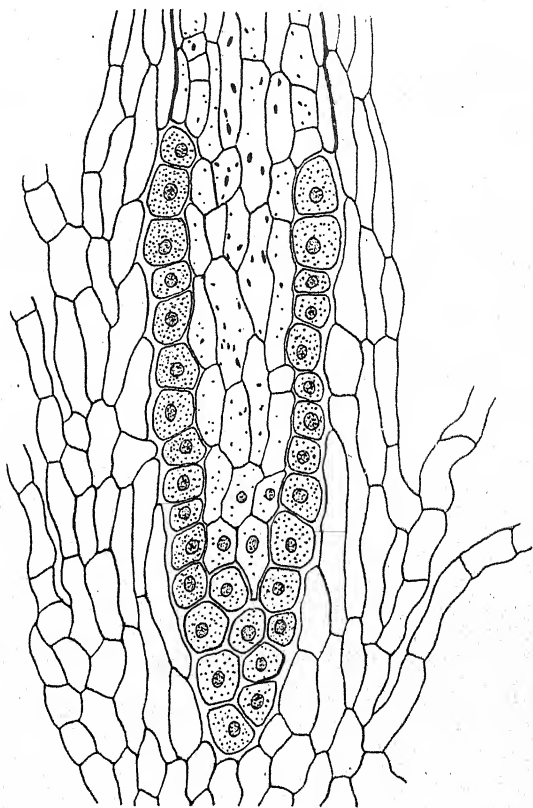


Fig. VI. — Région placentaire de *Gasterogrimmia crinita* (Regaud ; fuchsine acide, vert de méthyle).

élèverons vers le sporange. Au contraire, à mesure que l'on se rapproche de l'extrémité distale du placenta, les cellules de la zone profonde perdent ces caractères et, par leur raccourcissement, par la disparition de leurs chloroplastes, par l'augmentation du nombre de leurs grains fuchsinophiles, par le développement plus grand de leur protoplasme qui entraîne une diminution concomitante de leurs vacuoles, elles finissent par se confondre, au niveau de la région apicale, avec les cellules de l'assise externe.

Les cellules du gamétophyte au niveau de la région placen-

taire paraissent s'allonger avec le placenta et l'accompagner dans son développement. Elles sont en effet étirées parallèlement à la longueur de l'axe. Leur constitution cytologique varie peu. Seuls les chloroplastes paraissent plus nombreux et plus abondamment pourvus d'amidon (Pl. VII, fig. 1). Il y a enfin lieu de noter que les cellules de l'assise la plus interne, immédiatement en contact avec le placenta, sont généralement écrasées et désorganisées ; mais le fait n'est pas constant.

La constitution de l'urne se retrouve à peu près exactement avec l'aspect observé sur le vivant. L'épiderme est à peu près complètement dépourvu de chloroplastes. Seules les cellules stomatiques en renferment en assez grand nombre. Ils sont alors bien développés et amyliifères. Les cellules sous-épidermiques forment un parenchyme à gros éléments vacuolisés. Les chloroplastes y sont rares et petits. Cette zone, dont l'épaisseur ne dépasse jamais deux assises cellulaires, se continue vers l'intérieur par une région très chlorophyllienne où les cellules sont littéralement bourrées de chloroplastes amyliifères. Celle-ci est assez épaisse, souvent lacuneuse dans sa région moyenne, et est limitée vers l'intérieur par une assise sans chloroplastes, à laquelle fait suite l'archesporium. Dans toutes ces cellules se retrouvent des grains mitochondriaux abondants, plus ou moins visibles selon la densité des chloroplastes.

Les cellules du tissu sporogène (Pl. IX, fig. 7) sont petites et à peu près cubiques. Leur protoplasme est hyalin et creusé de vacuoles assez grandes entre lesquelles se situent des éléments fuchsinophiles granuleux ou en courts bâtonnets. Les aspects en chapelet qui pourraient en imposer pour des chondriomites sont dus sans doute à cette disposition du protoplasme. Il n'y a pas de chloroplastes. Le noyau relativement volumineux est central, homogène et sans nucléole.

Les cellules de la columelle répondent à une structure analogue (Pl. IX, fig. 8) ; mais elles sont grandes et leur protoplasme est très vacuolisé. Le noyau central renferme un nucléole peu colorable. Aucun chloroplaste n'est visible, mais seulement des grains assez peu nombreux isolés et

sphériques. Toutefois, leur diamètre est quelque peu irrégulier.

Bryum caespitium (Pl. IX, fig. 13 et 14). — Le sporogone étudié ici renferme des spores âgées, dont la paroi, quoique mince, est déjà fortement cutinisée. Il en résulte une pénétration plus lente du fixateur, ce qui, joint à la présence dans les spores de vacuoles très développées, explique le mauvais état dans lequel on les trouve généralement. Leur contenu est presque toujours contracté à l'intérieur de la membrane ; cependant, chez certaines, cette contraction est assez peu marquée pour en permettre l'étude. On peut alors reconnaître aisément un noyau latéral homogène et un protoplasme plus ou moins vacuolisé renfermant des chondriosomes granuleux faiblement irréguliers, mais pas de chloroplastes proprement dits.

Les autres tissus constituant l'urne ont une structure analogue à ce que j'ai décrit plus haut, et je n'y reviendrai pas. Je noterai toutefois une plus grande abondance de chloroplastes dans les tissus épidermiques et sous-épidermiques. Les mêmes organites sont présents dans les cellules de la columelle, contrairement à ce qui se passe chez *Gasterogrimmia crinita*. L'un et l'autre fait s'expliquent peut-être par l'âge plus avancé du sporogone de *Bryum caespitium*.

Funaria hygrometrica (Pl. IX, fig. 5, 6 et 9). — La différenciation de l'archesporium a lieu de très bonne heure. Il est déjà parfaitement distinct dans les jeunes sporanges dont la longueur ne dépasse pas 1 millimètre. Il est alors formé de cellules régulières disposées sur une seule assise formant un cylindre creux. Les cellules qui le forment (Pl. IX, fig. 5 et 6) sont constituées par un cytoplasme très vacuolisé, à noyau central d'aspect homogène. Les travées protoplasmiques délicates reliant le noyau à la paroi de la cellule sont en général, — sans doute à cause de leur faible épaisseur, — privées d'éléments fuchsinophiles. Ceux-ci se trouvent le plus souvent groupés dans le protoplasme périnucléaire. Ils sont de dimensions variables. Certains, assez gros et ovoïdes, s'interprètent raisonnablement comme de petits plastes non amyliifères ; d'autres, petits et sphériques, sont

des mitochondries. Outre ces deux formes extrêmes, on trouve toute une série d'éléments fuchsinophiles d'aspect intermédiaire, dont la présence rend difficile un départ précis entre les deux catégories en question. Il n'y a pas de chondriocotes, et ici sans doute le retour à l'état mitochondrial se fait sans l'intermédiaire de ces derniers.

Les assises cellulaires tapissant extérieurement et intérieurement l'archesporium sont peu différentes de celles que je viens de décrire. On peut cependant noter que les éléments fuchsinophiles y sont moins abondants et les cellules un peu plus grandes. L'assise interne est continuée vers la columelle par des cellules qui se modifient peu à peu et offrent finalement l'aspect que j'ai déjà décrit à ce propos.

Vers l'extérieur, deux assises de cellules semblables à l'assise pérисporiale externe forment autour de l'archesporium un manchon continu. Elles passent sans transition à une assise formée de cellules plus grandes pourvues de chloroplastes amyliifères nombreux et très nets. Cette assise donne insertion aux travées cellulaires du tissu lacuneux chlorophyllien, dont en réalité elle fait partie. Sa structure cytologique est celle d'un tissu chlorophyllien normal. Je ne m'y attarderai pas.

L'archesporium se développe avec le massif où il est inclus, mais il garde sa structure et donne ainsi un tissu sporogène formé d'une seule assise de cellules toujours identiquement constituées. Ces cellules s'accroissent sans se diviser jusqu'à doubler leurs dimensions. A ce moment, des cloisons tangentielles interviennent, clivant assez rapidement en deux assises étroitement contiguës l'assise sporogène d'abord unique. Ainsi prennent naissance les cellules mères des spores. Elles sont à peu près cubiques. Leur noyau central est relativement gros et toujours sans nucléole apparent. Les vacuoles sont bien développées, quoique plus réduites que dans les cellules sporogènes. La diminution de volume des vacuoles entraîne par réciprocité une augmentation en quantité du protoplasme. Ce dernier renferme des grains fuchsinophiles à peu près isodiamétriques et très abondants. Il n'y a pas de chondriocotes.

Les parois entourant les cellules mères des spores se transforment et deviennent mucilagineuses. C'est dans ce milieu que les cellules en question s'accroissent et s'arrondissent (Pl. IX, fig. 9), puis subissent la méiose et donnent les spores. Celles-ci, bientôt isolées, s'arrondissent, épaississent leurs parois et la cutinisent. Au moment où débute cette cutinisation, les spores offrent un noyau latéral lenticulaire appliqué contre la membrane. Ce noyau est entouré d'une atmosphère protoplasmique renfermant la presque totalité des éléments cellulaires fuchsinophiles. Ceux-ci, — d'ailleurs peu nombreux, — rappellent par leur aspect les éléments présents dans les cellules archesporiales. Les plus développés sont, il est vrai, moins développés que ne le sont les petits plastes de ces dernières cellules, mais on retrouve entre eux et les mitochondries proprement dites tous les éléments intermédiaires déjà souvent décrits. Du protoplasme périnucléaire rayonnent vers le protoplasme pariétal des travées excessivement délicates, limitant les énormes cavités vacuolaires occupant la majeure partie de la spore. Quelques éléments fuchsinophiles peuvent être présents sur le parcours de ces travées, qui en sont cependant généralement dépourvues.

3. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de BATAILLON). — *Funaria hygrometrica* (Pl. IX, fig. 10 et 11). — Toutes les cellules de l'urne renferment un noyau, et tout noyau renferme un nucléole. Ce nucléole est souvent irrégulier, étiré ou vari-queux, et peut être remplacé, dans certains cas, par deux ou trois corpuscules analogues mais plus petits.

Les cellules de la zone sporogène ont une constitution analogue. Elles sont néanmoins plus petites. Leur protoplasme est plus dense et leur noyau relativement plus gros. Le nucléole est toujours unique et à peu près régulièrement sphérique (Pl. IX, fig. 10). Durant les mitoses, un fuseau apparaît, occupant presque la totalité du volume cellulaire. Les pôles sont larges et constamment dépourvus de corps centraux. Les chromosomes, bien plus réduits que dans le cas des mitoses spermatogènes, sont aussi plus abondants. Bien qu'il soit difficile de les compter en raison de leur densité et

de leurs dimensions minimales, ils donnent assez exactement l'impression d'être ici deux fois plus nombreux (Pl. IX, fig. 11).

§ III. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS (1).

Comme je l'ai déjà signalé au début de ce chapitre, la structure cytologique du sporophyte, malgré sa complexité apparente, est fort simple. Si l'on met à part le tissu sporogène et l'assise superficielle du placenta, toutes les autres cellules constituant l'individu diploïde présentent, en dépit de leurs formes diverses, les mêmes constituants morphologiques ; et, s'il est vrai que ces constituants varient quantitativement d'une région à l'autre, ils n'en sont pas moins toujours et partout représentés.

L'observation de ces cellules, grandes ou très grandes et simplement structurées, ne présentait aucune difficulté. Il était aisé d'en reconnaître tous les caractères. Aussi les discussions à leur sujet furent-elles insignifiantes. La littérature concernant ces régions est peu abondante, et je n'apporte moi-même que quelques détails nouveaux d'ordre secondaire.

La présence de chlorophylle dans les cellules végétatives du sporogone est un fait évident. C'est peut-être à cela qu'est due l'absence de toute étude détaillée les concernant. SAPEHIN, qui retrouve dans l'embryon et dans le sporophyte les chloroplastes présents, selon lui, dans l'œuf, ne donne pas de description cytologique individuelle des diverses régions topographiquement définies. MÜLLER voit des chloroplastes amylières dans la columelle et GOEBEL note au même endroit un contenu amylicé auquel il attribue un rôle nutritif.

Mes observations, quoique plus complètes, ne contredisent pas ces faits. Les cellules non sporogènes du sporogone renferment toujours un noyau, des vacuoles, des chloro-

(1) La rédaction du présent mémoire était achevée lorsque parut l'important travail de SENJANINOVA [1927] Il m'est impossible de l'analyser et de le discuter ici en détail. Je ne puis que noter, dans les « gonotokontes » de *Catharina undulata*, l'absence reconnue par l'auteur et, avant lui, par LEVITZKY (p. 468), des plastides décrits à ce niveau par SAPEHIN.

plastides et des grains mitochondriaux. Dans l'épiderme et dans la zone sous-épidermique, ces chloroplastes sont rares et petits (*Funaria* et *Gasterogrimmia*), sauf cependant dans les cellules stomatiques, où ils sont nombreux et bourrés d'amidon (*Gasterogrimmia*). Il convient cependant de noter que, dans l'urne de *Bryum*, les cellules de ces mêmes régions étaient abondamment pourvues de chloroplastes. Il est possible qu'il s'agisse là d'une différence spécifique ; mais il est probable que ces chloroplastes augmentent lorsque le sporogone approche de la maturité, comme le laisse supposer la présence dans le sporange considéré de spores à caractères adultes. Ces chloroplastes sont constamment accompagnés de mitochondries peu visibles sur le vivant, mais facilement reconnaissables dans les préparations colorées à la fuchsine.

La zone chlorophyllienne sous-jacente est homogène dans le pédoncule. Elle se subdivise dans l'urne en trois régions ne différant d'ailleurs que par leur densité. Les régions externes et internes sont, en effet, compactes, tandis que la région moyenne est lacuneuse. Mais leur constitution cytologique est identique. Les chloroplastes y sont très nombreux. Ils renferment peu d'amidon, et, dans la mesure où leur abondance le permet, on reconnaît entre eux des mitochondries.

L'assise la plus interne forme un manchon pérисporial constitué par des cellules plus régulières. Ces cellules ne diffèrent de celles que je viens de décrire que par la rareté des chloroplastes qu'elles renferment. Il n'y a d'ailleurs pas entre elles une solution de continuité brutale. Le passage s'opère insensiblement, d'une région à l'autre, par un accroissement du nombre des chloroplastes contenus dans les cellules.

La même disposition se retrouve au niveau de la columelle. Celle-ci débute également par un manchon endosporial dont la structure répond à celle du manchon pérисporial. Puis, à mesure que l'on avance vers l'axe de la columelle, les chloroplastes augmentent, du moins dans la mesure où la columelle elle-même en contient.

Il faut en effet remarquer que, s'il y a eu jusqu'à présent identité presque absolue de structure entre les trois espèces étudiées, il n'en est plus de même en ce qui concerne la columelle. C'est chez *Bryum caespitium* que les chloroplastes s'y retrouvent avec la plus grande abondance, et leur stock amylicé est alors très important. Chez *Funaria*, ils sont moins nombreux, et l'amidon est plus rare. Chez *Gasterogrimmia* enfin, les plastes proprement dits font totalement défaut ; mais on se trouve alors en présence d'un chondriome à grains irréguliers, dont les plus gros s'interprètent aisément comme des chloroplastes peu différenciés.

L'hypothèse exposée à propos de l'épiderme et de la zone sous-jacente garde ici toute sa valeur. Il est possible que de telles structures soient spécifiques. Mais il est plus probable qu'elles sont en rapport avec les âges divers des individus considérés. Chez *Funaria* et *Bryum*, voisins l'un et l'autre de la maturité, la formule chloroplastique est la même. Toutefois, la dernière espèce, plus avancée dans cette voie que l'autre, possède des chloroplastes plus abondants, tandis que, chez *Gasterogrimmia*, la columelle en voie d'accroissement n'a pu encore réaliser sa forme adulte et présente un chondriome non fixé dans sa forme analogue à celui que nous avons souvent noté dans les méristèmes.

Toutes les cellules du sporogone présentent, à côté des chloroplastes que je viens de décrire, des mitochondries impossibles à méconnaître dans les préparations fixées et colorées. Ces mitochondries correspondent, au moins en partie, aux grains réfringents vus sur le vivant. Mais il est probable que, parmi ces derniers, figurent en outre de petites gouttelettes d'huile.

La structure cytologique du placenta n'a, à ma connaissance, jamais été décrite. Je n'ai pu moi-même l'étudier que dans le sporophyte de *Grimmia*. Chez cette espèce, le placenta est parfaitement défini par une assise qui le coiffe. Cette assise est formée de cellules cubiques et régulières. Leur paroi externe est épaissie vers l'extérieur et colorée en vert par le vert de méthyle, ce qui paraît indiquer une modification d'ordre chimique. Cette paroi épaisse ne présente

aucune ponctuation permettant au protoplasme des cellules embryonnaires d'entrer plus étroitement en rapport avec le protoplasme des cellules de l'organisme maternel. Malgré de soigneuses recherches, je n'ai rien trouvé qui ressemble, même de loin, aux plasmodies décrits par MANGENOT [1924] dans le placenta des Floridées. Il n'y a pas lieu de s'en étonner. Nous verrons en effet que, si les Muscinées se rattachent étroitement aux végétaux supérieurs, elles ne présentent que peu de points communs avec les Algues.

La constitution des cellules constituant l'assise superficielle du placenta est très simple. Leur protoplasme très abondant est bourré de mitochondries isodiamétriques, entre lesquelles se devinent des vacuoles réduites. Le noyau est homogène et paraît souvent quelque peu déformé.

Cette structure est certainement en rapport avec la physiologie de ces cellules. Elles ont maintenant perdu toute activité reproductrice, mais servant d'intermédiaire entre le gamétophyte nourricier et le sporophyte parasite, elles sont en quelque sorte hypertrophiées dans le sens de la nutrition. L'insignifiance du noyau et la prépondérance du chondriome appuient l'hypothèse qui fait de l'un le centre cinétique et de l'autre le centre trophique de la cellule.

Cette assise, qu'il convient donc d'appeler absorbante, est nettement définie vers la base du placenta (fig. VI). Elle est moins bien individualisée au niveau de la région apicale, et passe peu à peu, de l'extérieur vers l'intérieur et du sommet vers la base, à des cellules profondes qui se continuent avec la région axiale du pédoncule et, plus haut, avec la columelle.

Cette évolution se résume en une augmentation des vacuoles accompagnée par une diminution parallèle du protoplasme et des mitochondries, dont certaines se différencient en petits chloroplastes. Les cellules qui en résultent ont, par conséquent, une structure identique à celle que j'ai décrite pour la columelle. Je n'y reviendrai pas.

L'archesporium se différencie de très bonne heure. Il est d'abord constitué par une seule assise de cellules peu différentes des cellules voisines. Soit que les tout premiers stades m'aient échappé, soit que les choses se passent différemment

dans les espèces étudiées par moi, je n'ai pas retrouvé dans ces cellules les chloroplastes abondants signalés par W.-P. SCHIMPER [1857] et MULLER [1867]. SCHIMPER avait d'ailleurs, d'accord en cela avec HOFMEISTER, décrit précédemment chez les Mousses des cellules archesporiales à cytoplasme granuleux.

J'ai pour ma part reconnu dans ces cellules un gros noyau central et un chondriome hétérogène. Chez *Funaria*, ce dernier est constitué par tout un échelonnement de formes allant de la mitochondrie jusqu'au petit plaste. Chez *Gastrogriemia*, on ne retrouve que des mitochondries et de très courts bâtonnets. Ces deux types de chondriome nous sont déjà connus. Ce sont des chondriomes de cellules génératrices, et les cellules qui les renferment le sont en effet, puisqu'en se divisant elles engendrent le tissu sporogène. Leurs cloisonnements répétés dans le sens radial permettent tout d'abord à l'archesporium de s'accroître en hauteur et en diamètre. Puis leur clivage longitudinal accroît son épaisseur. Les cellules sporogènes ainsi formées sont peu différentes des cellules archesporiales. Cependant le noyau est sensiblement moins gros ; de plus, il est homogène. Enfin le chondriome est uniquement constitué par des mitochondries, et, à ce stade, aucun élément figuré de la cellule ne peut s'interpréter comme un plaste. Le chloroplaste unique décrit par SAPHIN dans les cellules sporogènes où il jouerait le rôle de centrosome ne peut être que le résultat d'un défaut de technique ou d'une erreur d'interprétation.

Je n'ai pas suivi les phénomènes cytologiques accompagnant la méiose. Il semble qu'ils soient importants. En effet, les cellules résultant de la réduction chromatique sont identiques à ce qu'était la sporogonie. Je n'ai jamais pu y déceler les substances amylacées dont parle HOFMEISTER. Les chloroplastes y sont toujours absents. Je n'ai pu en découvrir aucun, même incolore, comme le décrit SAPHIN. Par contre, il est certain que l'huile signalée par cet auteur existe à ce stade. On peut même affirmer maintenant qu'elle se trouve déjà aux stades précédents. Il est en effet possible de suivre l'évolution des grains réfringents qui y ont été signalés.

Ces grains augmentent en nombre, et les dimensions de certains s'exagèrent au point que le noyau est complètement masqué. Mais, grâce à cet accroissement en volume, on peut reconnaître avec certitude leur valeur. Ce sont des gouttes d'huile qui se retrouveront désormais dans la spore jeune et dans la spore mûre, comme SCHIMPER, HOFMEISTER et SAPEHIN l'ont successivement reconnu.

La spore mûre présente un noyau petit et lenticulaire appliqué contre la membrane. Le protoplasme se dispose en travées rayonnantes à partir de ce noyau. Les cavités ainsi déterminées correspondent en partie à l'emplacement précédemment occupé par les globules gras dissous au cours de l'inclusion et du montage. Mais il y a aussi des vacuoles colorables vitalement par le rouge neutre.

Les travées protoplasmiques renferment un chondriome analogue à celui que j'ai décrit dans l'archesporium. Après avoir subi une régression complète, le chondriome évolue vers le type plaste-mitochondrie. Mais, dans les exemples que j'ai étudiés, les chloroplastes demeurent minimes et toujours privés d'amidon. Il est néanmoins possible que les chloroplastes soient plus abondants, comme SCHIMPER l'a décrit pour les Mousses et les Sphaignes. Mais il paraît douteux que le type de spore à chloroplaste unique décrit par SAPEHIN soit jamais réalisé autrement que par hasard.

Le noyau des cellules sporogènes possède un caryosome toujours unique. Bien que je n'ai pas exactement suivi tous les stades de la mitose, il paraît probable qu'elle se réalise selon le même processus qui entre en jeu dans la spermatogénèse, et, sans doute, le caryosome présent ici répond aussi à une caryosphère. Il est dans tous les cas certain que les stades de caryocinèse retrouvés dans le tissu sporogène se superposent exactement aux stades correspondants notés dans le tissu spermatogène. Le fuseau est en tous points semblable. Ses pôles sont larges et dépourvus de corps centraux. Seuls les chromosomes sont plus petits et plus nombreux que dans le gamétophyte, ce qui est en accord avec les idées admises au sujet de la réduction chromatique.

QUATRIÈME PARTIE

ÉTUDE CYTOLOGIQUE DES HÉPATIQUES

Espèces étudiées :

Pellia Fabroniana (Radd.) Radd.

Marchantia polymorpha (L.) L.

Lunularia cruciata (Mich.) Dum.

Fegatella conica (Radd.) Cord.

Anthoceros lævis (L.) L.

CHAPITRE PREMIER.

Spermatogenèse et spermatozoïde.

§ I. — HISTORIQUE.

Les premiers détails précis concernant le spermatozoïde des Hépatiques furent donnés par THURET [1851], qui reconnut chez *Pellia epiphylla* deux cils antérieurs très fins et une masse postérieure renfermant des grains animés du mouvement brownien (1).

La même année, HOFMEISTER [1851] retrouve ces deux flagelles chez le spermatozoïde de *Pellia epiphylla* (2). De plus, il voit chez *Frullania dilatata* chaque spermatozoïde se former isolément dans une cellule unique à contenu muqueux. Ces cellules forment au centre de l'anthéridie un massif homogène entouré par des cellules tabulaires contenant de la chlorophylle (3). Chez *Riccia glauca*, les cellules centrales ont, comme dans l'espèce précédente, un contenu muqueux et trouble. Mais les cellules pariétales sont hyalines (4).

SCHACHT [1852] note que le corps du spermatozoïde prend par l'iode une coloration jaune (5) analogue à celle que prend le noyau de la spermatide sous l'action du même réactif. Comme, d'autre part, il est impossible de retrouver ce noyau là où le spermatozoïde est formé, l'auteur en déduit que le corps du spermatozoïde en dérive (6).

Les cellules contenues par l'anthéridie jeune de *Pellia epiphylla* renferment à la fois des grains se colorant en jaune

(1) P. 23.

(2) P. 16.

(3) P. 35.

(4) P. 46.

(5) *Plagiochila asplenoides*, p. 110 ; *Pellia epiphylla*, p. 112.

(6) P. 112.

et des grains se colorant en bleu par l'eau iodée. Cette coloration bleue se retrouve au niveau de la plaque (*Scheibe*) annexée à la partie postérieure du spermatozoïde (1). Cette plaque qui, évidemment, n'a rien de commun avec le filament spiral, représente pour l'auteur la membrane de la cellule où s'est formée le spermatozoïde (2).

Chez *Haplomitrium Hookeri*, on retrouve, adhérent à une extrémité du spermatozoïde, une boule de mucus correspondant au disque de *Pellia* et qui, ici encore, doit dériver de la cellule ayant donné naissance au spermatozoïde (3).

Le travail de GUIGNARD [1889] marque une étape nouvelle dans cette série d'études. Il substitue en effet à une observation vitale grossière l'examen de matériel fixé et coloré, obtenant ainsi des résultats plus précis. Il signale dans la spermatide de *Pellia epiphylla* l'absence de nucléole distinct à l'intérieur du noyau (4). Il décrit ensuite l'allongement de ce dernier, qui devient réniforme et contre lequel les granulations cytoplasmiques s'accumulent, formant un revêtement irrégulier sur sa surface postéro-interne. Ces granulations ne renferment pas d'amidon (5). Au moment de sa mise en liberté, le spermatozoïde présente à ce niveau une vésicule protoplasmique sans amidon, dont les granulations les plus grosses sont soudées au noyau.

La même évolution se retrouve, à quelques détails près, dans la spermatogenèse d'*Anthoceros laevis* (6). Les variations qui s'y manifestent sont d'ordre secondaire et sans intérêt ici.

SCHOTTLANDER [1893] voit dans le noyau des cellules végétatives d'*Aneura pinguis* un nucléole rouge. Il retrouve des granulations se colorant de même dans le noyau des cellules spermatogènes (7). Ces granulations, qui proviennent sans doute de la fragmentation du nucléole, disparaissent avec le temps. L'auteur n'a pas vu de centrioles, mais n'affirme pas leur absence (8).

(1) P. 111.

(2) P. 111.

(3) P. 113.

(4) P. 18.

(5) P. 20.

(6) P. 22-23.

(7) P. 283.

(8) P. 284.

Chez *Marchantia polymorpha*, la spermatide présente un noyau latéral homogène coloré en bleu sans rien qui rappelle le ou les nucléoles présents dans la cellule végétative (1). Par contre, on voit deux corpuscules rouges appliqués contre le noyau et une rangée de granulations de même couleur immédiatement situées contre la membrane. Ces granulations de valeur incertaine sont petites. Cependant l'une d'entre elles, plus grosse que les autres, en est nettement distincte (2).

Il y a des centrosomes à tous les stades. Aussi l'auteur admet-il la valeur centrosomienne des deux corpuscules paranucléaires ci-dessus décrits (3). Ces centrosomes se retrouveraient plus tard en rapport avec les cils.

Du travail peu important de MIYAKE [1899], je retiendrai simplement que le corps du spermatozoïde coloré en bleu correspond au noyau, tandis que ses extrémités, dont la postérieure est plus épaisse, se colorent en rose et sont par conséquent protoplasmiques.

Les résultats obtenus par IKENO [1903] à propos de la spermatogenèse de *Marchantia polymorpha* ne diffèrent pas essentiellement de ceux de SCHOTTLANDER. Ces cellules spermatogènes ont un cytoplasme dense où se reconnaît un noyau à membrane épaisse et de petites vacuoles (4). Des corps d'origine nucléaire (5), dont l'auteur admet la valeur centrosomienne (6), bien qu'il ne les retrouve pas constamment aux pôles du fuseau (7), apparaissent au début de la cinèse (8) pour disparaître avant le stade du dispirème (9). Ils persistent néanmoins après la dernière mitose, s'allongent et jouent le rôle de blépharoplaste (10).

Après la formation de la spermatide, un corps rond et chromophile y apparaît (11). Il est d'origine imprécise. Peut-être sort-il du noyau (12). Dans tous les cas, l'auteur l'assimile assez volontiers au *chromatoïde Nebenkörper* des cellules animales (13). Ce corps disparaît au moment où le spermatozoïde s'allonge (14).

(1) P. 286.

(2) P. 286.

(3) P. 298.

(4) P. 68.

(5) P. 72.

(6) P. 69.

(7) P. 70.

(8) P. 69.

(9) P. 71.

(10) P. 76.

(11) P. 76.

(12) P. 77.

(13) P. 78.

(14) P. 79.

JOHNSON [1904] admet chez *Monoclea Forsteri* l'origine nucléaire du spermatozoïde. Les chromosomes, toujours présents dans le noyau, s'allongent et s'incurvent avec lui. Ils se retrouvent dans le spermatozoïde mûr (1) et forment alors un faisceau allongé dans le sens de sa longueur (2). L'auteur n'a pas vu de blépharoplastes (3).

BOLLETER [1905] décrit chez les cellules spermatogènes de *Fegatella conica* un protoplasme très vacuolisé (4). L'auteur n'a pas vu de centrosomes dans le matériel fixé par l'alcool (5), au moment des cinèses. Mais, comme il en trouve par la suite lors de la formation du spermatozoïde, il ne doute pas de leur existence (6). Au moment où ces centrosomes s'allongent, un corps rond et gros se colorant comme eux apparaît. C'est le *chromatoide Nebenkörper* d'IKENO, qui sert vraisemblablement à former le *Verbindungsstück* unissant centrosome et noyau (7). Le protoplasme forme à l'extrémité postérieure du spermatozoïde une vésicule qui finit par disparaître totalement (8).

Chez *Riccia natans*, LEWIS [1906] reconnaît dans les cellules spermatogènes des jeunes anthéridies un cytoplasme finement granuleux (9). Après la dernière division, le noyau devient latéral et homogène, puis il s'allonge et, dans quelques cas, une vacuole apparaît dans le cytoplasme (10). Il n'y a pas de corps sphériques, tels que ceux décrits par IKENO chez *Marchantia* (11). Des corpuscules centrosomoides naissant *de novo* à chaque division se trouvent aux pôles du fuseau. Ils ne sont pas d'origine nucléaire (12) et disparaissent pendant la division. Après la formation de la spermatide, ce corps ne disparaît pas (13), et les cils se développent insérés sur lui (14).

ESCOYEZ [1907] reprend une fois encore l'étude de la spermatogenèse de *Marchantia polymorpha*. Ses conclusions diffèrent peu de celles d'IKENO. Les cellules spermatogènes sont plus grandes au début de l'évolution du tissu spermato-

(1) P. 192.

(2) P. 193.

(3) P. 192.

(4) P. 348.

(5) P. 348.

(6) P. 349.

(7) P. 349.

(8) P. 350.

(9) P. 126.

(10) P. 130.

(11) P. 130.

(12) P. 127.

(13) P. 129.

(14) P. 130.

gène qu'à un stade ultérieur. Elles contiennent un cytoplasme abondant, sans grandes nucléoles, mais où l'on trouve parfois des granules irréguliers en nombre et en distribution (1). Dans la cellule spermatogène de dernière génération, le cytoplasme est plus homogène, et sa structure paraît réticulée (2). Les corps chromophiles destinés à fonctionner comme blépharoplastes apparaissent seulement au moment de la dernière cinèse (3). Ils sont situés aux pôles du fuseau (4).

Outre ces corps, l'auteur note dans certains cas la présence de deux corpuscules situés dans le cytoplasme à la hauteur de l'équateur fusorial. Il admet leur relation possible avec le *Nebenkörper* décrit par IKENO (5).

L'année 1911 vit la publication presque simultanée des mémoires de WOODBURN et de WILSON.

WOODBURN [1911] décrit chez *Porella* des cellules spermatogènes grandes. Leur cytoplasme alvéolaire ou fibrillaire renferme des grains variables en nombre et en dimensions (6), dont les plus grands paraissent être des gouttes d'huile (7). Les vacuoles, lorsqu'elles sont présentes, sont elles aussi plus ou moins abondantes et plus ou moins développées. Le noyau renferme un nucléole grand et entouré par un espace clair (8). Les grains cytoplasmiques sont répartis durant la prophase à des niveaux quelconques. Ils sont envacuolés ou non, mais il n'y a rien qui rappelle un centrosome (9). Le nucléole cesse d'être visible dans le noyau peu avant la dernière division (10). A ce moment, le cytoplasme est finement et régulièrement granuleux (11). Le noyau succédant à la dernière division est homogène, et aucun nucléole n'y réapparaît (12). Par contre, on peut distinguer un blépharoplaste allongé d'origine probablement cytoplasmique (13). Le noyau aussi s'allonge, et le protoplasme se réunit en grains grossiers de son côté concave (14). La vésicule cytoplasmique est homogène (15).

Chez *Marchantia*, les cellules spermatogènes sont peu

(1) P. 250, fig. 9, 11, 12.

(2) P. 249.

(3) P. 248, 253.

(4) P. 249.

(5) P. 250.

(6) P. 302.

(7) P. 303.

(8) P. 302.

(9) P. 303.

(10) P. 303.

(11) P. 305.

(12) P. 307.

(13) P. 307.

(14) P. 308.

(15) P. 308.

différentes de celles de *Porella*. Leur cytoplasme assez régulièrement granulaire (1) renferme un noyau dont le nucléole est invisible (2). Il n'y a pas de centrosome vrai. Cependant un ou plusieurs granules pouvant recevoir tout ou partie des fibres fusoriales occupent les pôles largement étalés du fuseau (3). Ces granules ne sont pas issus du noyau (4) et disparaissent généralement peu après la métacinèse (5). Le spermatozoïde mûr présente un blépharoplaste d'origine cytoplasmique et une vésicule postérieure plus distincte que chez *Porella* (6).

Chez *Fegatella* et *Asterella*, les faits sont à peu près identiques. Il y a simplement lieu de noter que, chez *Fegatella*, la vésicule protoplasmique diffère par ses dimensions.

WILSON [1911] décrit chez *Pellia* des cellules spermatogènes dont le cytoplasme alvéolaire contient des granules peu nombreux ou peu colorables (7). La quantité de chromatine présente dans le noyau augmente au moment où celui-ci va se diviser, et les fuseaux sont dépourvus de centrosomes jusqu'au moment où les cellules spermatogènes sont au nombre de trente (8). Le blépharoplaste apparaît dans la spermatide et commence à s'allonger. A ce moment, le noyau devient homogène et s'allonge à son tour (9). Dans cette même spermatide, deux autres structures sont présentes : un « corps accessoire » correspondant peut-être au *Nebenkörper* décrit par IKENO et une « limosphère » trois ou quatre fois plus grande que le blépharoplaste et dont la superficie se colore plus fortement que le centre. L'une et l'autre de ces structures sont d'origine imprécise et disparaissent bientôt sans paraître participer à la formation du spermatozoïde (10).

CLAPP [1912], chez *Aneura pinguis*, note simplement la transparence des cellules-mères des spermatozoïdes et l'absence de centrosomes durant toute l'évolution du tissu spermatogène (11).

(1) P. 304.

(2) P. 305.

(3) P. 306.

(4) P. 307

(5) P. 306.

(6) P. 309.

(7) P. 437.

(8) P. 437.

(9) P. 443.

(10) P. 443.

(11) P. 181.

WOODBURN [1913] note également cette absence complète de centrosome dans le tissu spermatogène de *Blasia pusilla* (1), dont par ailleurs le cytoplasme est finement granuleux (2). Le blépharoplaste apparaît dans le cytoplasme sous forme d'un granule défini (3). Il n'y a rien qui corresponde au *Nebenkörper* d'IKENO ni à la « limosphère » de WILSON (4). Aucune portion de chromatine, si minime soit-elle, ne sort du noyau (5).

La même année, BLACK [1913] reconnaît dans la cellule initiale de l'anthéridie de *Riccia Frostii* un contenu plus dense que dans les cellules voisines (6). Plus tard, les cellules spermatogènes présentent un cytoplasme uniformément granulaire (7). Pendant les cinèses, il y a des granules aux pôles des fuseaux, mais il y en a aussi dans le cytoplasme, et au moment de la division diagonale ils peuvent être multiples (8). Ce ne sont pas des facteurs constants de la mitose, et ils n'ont pas de continuité génétique. Lorsque la spermatide est formée, le blépharoplaste apparaît de nouveau au niveau de l'un de ses angles (9), pendant qu'une vacuole se creuse dans le protoplasme; à l'opposé du noyau. Celui-ci, devenu homogène (10), commence alors à s'incurver autour de cette vacuole (11). Le spermatozoïde mûr conserve souvent une petite vésicule cytoplasmique (12).

SCHERRER, dans deux notes successives [1913 et 1914], décrit soigneusement la spermatogenèse chez *Anthoceros*. Une cellule du thalle, distinguée par son contenu plus dense, s'arrondit, s'accroît et se divise en plusieurs cellules-filles, dont chacune est une initiale anthéridienne (13). Chacune de ces cellules, plus vacuolisée à la base et plus dense à son sommet (14), renferme un noyau, un chromatophore et des chondriosomes (15). Le chromatophore paraît cependant manquer dans certains cas (16).

(1) P. 97.

(2) P. 96.

(3) P. 97.

(4) P. 99.

(5) P. 100.

(6) P. 515.

(7) P. 522.

(8) P. 523.

(9) P. 527.

(10) Voir fig. 74, 77, 80.

(11) P. 524.

(12) P. 525.

(13) [1914], p. 15.

(14) [1914], p. 15.

(15) [1913], p. 497 ; [1914], p. 15.

(16) [1913], p. 497.

L'initiale anthéridienne se développe en un massif de cellules, qui différencie une assise superficielle pariétale et un tissu profond spermatogène. Chaque cellule pariétale ainsi formée renferme constamment un chromatophore (1). Il est; par contre; impossible d'en retrouver la moindre trace dans les cellules spermatogènes où se voient seulement des chondriosomes (2). On peut suivre ces derniers durant plusieurs générations. Cependant il est difficile d'affirmer leur existence dans la spermatide à cause de l'exiguïté de la cellule et de la grosseur du noyau (3).

Le mode de disparition des chromatophores dans les cellules spermatogènes demeure problématique. Lorsque la cellule anthéridienne se clive en une cellule superficielle et une cellule profonde, le chromatophore qu'elle contient peut ou bien se diviser lui aussi, et alors le chromatophore-fils de la cellule spermatogène se résorbe, ou bien conserver son intégrité et demeurer confiné dans la cellule pariétale. Malgré l'impossibilité où il se trouve de rien affirmer, l'auteur penche pour cette deuxième hypothèse (4).

L'important mémoire publié par MOTTIER [1918] ne renferme que peu de détails se rapportant strictement à la spermatogenèse des Hépatiques. Il signale cependant, chez *Marchantia*, que les chloroplastes disparaissent, dès les premiers stades, au niveau des cellules centrales donnant le tissu spermatogène. Ces chloroplastes ne réapparaissent plus. Par contre, des chondriosomes en forme de grains ou de courts bâtonnets sont présents dans ce tissu à tous les stades et jusqu'à la dernière division cellulaire (5).

Chez *Anthoceros laevis*, les chondriosomes du tissu spermatogène sont analogues à ceux qui viennent d'être décrits chez *Marchantia*, leur présence est néanmoins douteuse dans les spermatozoïdes. Cependant l'auteur y reconnaît un bâtonnet très apparent qu'il interprète comme un blépharoplaste (6),

(1) [1913], p. 497 ; [1914], p. 17.

(2) [1914], p. 16.

(3) [1913], p. 497 ; [1914], p. 18.

(4) [1914], p. 17.

(5) P. 100.

(6) P. 100.

sans oser pourtant affirmer qu'il ne s'agit pas là d'un chondriosome (1).

En 1922, parut un travail posthume de WOODBURN. Ce travail, sur l'importance duquel j'aurai à revenir, demeura malheureusement inachevé. Il a trait à la spermatogenèse d'*Asterella hemispherica*. Les cellules spermatogènes présentent chez cette espèce un protoplasme parsemé de granulations tantôt également, tantôt inégalement réparties, et ayant alors l'aspect d'amas plus ou moins réguliers et plus ou moins denses (2). Le noyau au repos renferme un nucléole qui paraît s'agrandir par concentration à son niveau de la chromatine nucléaire. Ce nucléole devient ensuite moins densément arrangé; et ainsi se forment les chromosomes (3). Il n'y a pas de centrosomes, mais des capuchons polaires formés de granulations semblables à celles qu'on peut trouver dans d'autres régions du cytoplasme. Ces capuchons et ces granulations paraissent à l'auteur être formées *de novo* comme le sont les fibres du fuseau.

Deux ans plus tard, BAGCHEE [1924] donna une étude succincte de la spermatogenèse d'*Anthoceros lævis*. Quoique incomplet à bien des égards, ce travail offre quelques détails à retenir. En ce qui concerne les figures mitotiques, l'auteur décrit des pôles indifféremment aigus ou larges, sans capuchons polaires ni structures cytoplasmiques spécialisées (4). Le blépharoplaste naît *de novo* à partir d'une masse de chromatine « extruse ». Il disparaît aussitôt que les cils sont visibles autour du jeune spermatozoïde (5). Notons enfin que, pour cet auteur, la substance mucilagineuse enveloppant les spermatides n'est pas seulement due à la désintégration de la paroi cellulaire préexistante, mais aussi à l'activité métabolique de la jeune spermatide, qui paraît, dans une certaine mesure, contribuer à son accroissement (6).

Ce travail de BAGCHEE clôture la série de ceux que l'on pourrait nommer « antérieurs à la période mitochondriale ». Cette période fut inaugurée la même année, en ce qui concerne

(1) P. 101.

(2) P. 536.

(3) P. 537.

(4) P. 107.

(5) P. 108.

(6) P. 108.

la spermatogenèse des Hépatiques, par P.-A. DANGEARD [1924], qui reprinted l'étude de *Marchantia polymorpha*. Les détails qu'il donne à ce sujet sont d'ailleurs fort succincts. Il y a, dès le début de l'évolution du tissu spermatogène, des « cytosomes » et des plastes dans chaque cellule de ce tissu. Ces plastes se transmettent de cellule à cellule. On les retrouve jusque dans les spermatides (1). Les vacuoles suivent une destinée analogue. On en retrouve au moins une annexée au spermatozoïde, et son contenu colloïdal précipité correspond au « perenosome » décrit par ALLEN [1917] chez *Polytrichum juniperinum* (2).

§ II. — RECHERCHES PERSONNELLES.

1. MATÉRIEL FIXE (méthode de REGAUD). — *Marchantia polymorpha* (Pl. V, fig. 7 à 10). — L'anthéridie jeune réalise un massif cellulaire allongé porté par un pédoncule trapu et court (Pl. V, fig. 7). Les cellules constituant ce pédoncule sont peu différentes des cellules végétatives voisines. Le cytoplasme est abondamment vacuolisé et renferme un noyau central. Mais, à ce niveau, les chloroplastes sont très rares sinon absents, et les éléments généralement seuls visibles dans le protoplasme sont des grains et des filaments représentant sans doute les chloroplastes absents.

Par contre, les cellules formant le corps même de l'anthéridie possèdent toutes un matériel chloroplastique abondant. Ces chloroplastes paraissent entièrement colorés en noir par l'hématoxyline, ce qui dénote sinon une absence totale d'amidon, du moins une coque chloroplastique suffisamment épaisse pour masquer le noyau amylicé central, dont les dimensions sont alors minimales. Les chloroplastes sont généralement ovoïdes ou ellipsoïdaux. Certains cependant s'allongent davantage, et les bâtonnets arqués disposés parallèlement à la surface de certains noyaux en dérivent à peu près certainement.

(1) P. 270.

(2) P. 271, en note.

A côté de ces chloroplastes, se retrouvent constamment des grains mitochondriaux affectant assez souvent une disposition en chapelet, sans qu'il soit possible d'affirmer que cet aspect est dû à la fragmentation de chondriocontes plutôt qu'à l'alignement passif de grains préexistants.

Les cellules de l'assise externe différenciée dans le sens pariétal gardent à peu de chose près cette structure (Pl. V, fig. 9). On y retrouve un protoplasme vacuolisé, un noyau, des mitochondries et des chloroplastes. Il y a simplement lieu de noter que ces derniers n'ont jamais l'aspect de chondriocontes et que, chez les anthéridies plus développées, ils sont pourvus d'un gros grain d'amidon. La structure des cellules spermatogènes varie au contraire notablement. Peu après leur différenciation, on n'y retrouve plus aucun chloroplaste différencié (Pl. V, fig. 8). On ne reconnaît dans le cytoplasme que quelques grains et des filaments irréguliers et variqueux incurvés autour du noyau, auquel ils forment souvent deux capuchons diamétralement opposés.

Ces filaments, qui représentent à n'en pas douter les anciens plastes, disparaissent à leur tour, et le chondriome de la cellule comprend alors (Pl. V, fig. 10) simplement des grains souvent alignés en file, qu'un examen superficiel pourrait faire interpréter comme des chondriocontes, mais qui sont en réalité, ainsi qu'on le verra mieux encore chez *Fegatella conica*, de pseudo-chondriomites épousant la disposition du protoplasme ambiant.

Le noyau diminue peu, tandis que la cellule devient de plus en plus petite, et il finit par occuper la majeure partie du volume de celle-ci. Le nucléole se réduit de plus en plus, présentant assez fréquemment l'aspect mûriforme ou segmenté que j'ai déjà décrit chez *Mnium spinosum* et chez *Mnium affine*. Finalement il disparaît, et les cellules spermatogènes des dernières générations renferment un noyau parfaitement homogène.

Fegatella conica (Pl. X, fig. 4, 6 et 7). — Les premiers stades de l'évolution de l'anthéridie sont analogues à ce que je viens de décrire chez *Marchantia polymorpha*. Mais les vacuoles, plus nombreuses et plus développées ici que dans

le cas précédent (1), entraînent chez les grandes cellules des premières générations spermatogènes une contraction qui en rend l'étude difficile. Dans les stades suivants, le protoplasme plus dense conserve plus aisément, malgré l'action plasmolysante du fixateur, sa disposition originelle. On reconnaît alors dans des cellules à peu près cubiques un protoplasme hyalin creusé de vacuoles arrondies. Le matériel mitochondrial est représenté par des grains isodiamétriques, souvent alignés le long des travées intervacuolaires ou parallèlement au noyau (Pl. X, fig. 4). Ce dernier, parfaitement homogène, présente un aspect peu différent de celui du protoplasme. Il en a la transparence et la coloration et ne s'en distingue que par l'absence de vacuoles et de chondriosomes.

Après un certain nombre de divisions réduisant sensiblement les dimensions des cellules spermatogènes, la dernière division intervient. Elle est diagonale. Les spermatides qui en résultent ont donc une section triangulaire (Pl. X, fig. 7), qui permet de les reconnaître à coup sûr. Le noyau toujours central n'a pas changé d'aspect, mais il a changé de forme. Il est hémisphérique et se moule ainsi à peu près sur la cellule qui le contient. Le protoplasme est à peu près réduit à une mince pellicule revêtant le noyau. Il est néanmoins un peu plus abondant dans les régions de la cellule laissées libres par ce dernier, c'est-à-dire aux angles. C'est là que se retrouve la presque totalité des chondriosomes. Ils sont maintenant très inégaux, et l'un d'eux, généralement plus gros que les autres, se situe au niveau d'un angle dans la région protoplasmique non occupée par le noyau (Pl. X, fig. 6 et 7). Il n'y a là d'ailleurs rien d'autre qu'une répartition topographique passive de ces éléments, qui paraissent, sur une coupe optique correspondant à la spermatide vue de profil (Pl. X, fig. 7), occuper l'un des angles situés à la base du triangle isocèle schématiquement réalisé par cette coupe.

(1) Cette abondance et ce développement des vacuoles est sans doute en rapport avec le mode de vie semi-aquatique de cette Hépatique. On peut présumer aussi que ses cellules, en contact habituel avec l'eau, ont une pression osmotique plus faible tendant à s'équilibrer avec celle du milieu extérieur. D'où la plasmolyse violente réalisée par l'immersion dans le fixateur.

Le matériel que j'ai étudié n'offrait pas de stade plus évoluée. Il m'est donc impossible d'affirmer ici que ces grains de dimension plus grande résultent de la coalescence de mitochondries d'abord isolées et sont le prélude d'une fusion totale du chondriome en un corps mitochondrial. C'est là cependant l'hypothèse la plus légitime, et les faits observés chez *Pellia Fabroniana* et exposés dans le paragraphe suivant viennent à son appui. Il faut cependant considérer comme possible la formation de ces grains géants par simple accroissement de mitochondries préexistantes.

Pellia Fabroniana (Pl. X, fig. 3, 5, 9 à 18). — Les cellules spermatogènes ont une constitution qui diffère peu de celle décrite à propos des espèces précédentes. Les premiers stades observés correspondent à de grandes cellules dont la région centrale est occupée par un gros noyau pourvu d'un nucléole fuchsinophile arrondi (Pl. X, fig. 3). Le protoplasme est creusé de vacuoles assez nombreuses et bien développées. Le chondriome comprend des grains mitochondriaux toujours présents, et, côte à côte ou séparément, de petits plastes non amylofères et des chondriocontes. Ces deux dernières catégories d'éléments sont sans doute apparentées l'une à l'autre, bien qu'il soit difficile de l'affirmer. Les chloroplastes perdent en effet leur amidon avant de charger de forme et, s'ils s'étirent ensuite en chondriocontes, on ne retrouve pas le long de ces derniers les petites vésicules amyloacées qui permettraient d'établir de façon absolue leur ascendance.

Quel qu'en soit d'ailleurs le processus, les plastes et les chondriocontes disparaissent, et il est impossible d'en retrouver aucun dans les cellules appartenant aux dernières générations spermatogènes. Chez ces dernières, le noyau, toujours arrondi, occupe presque tout le volume de la cellule (Pl. X, fig. 5). Il est maintenant tout à fait homogène et sans nucléole apparent. Le protoplasme est réduit à une mince couche bourrée de mitochondries serrées les unes contre les autres et souvent contiguës. Cependant, parmi elles, apparaissent quelques espaces plus clairs correspondant vraisemblablement à des vacuoles minimales. La division diagonale donnant naissance aux spermatides a lieu dans une cellule ainsi constituée.

Les cellules qui en résultent rappellent trait pour trait celles que j'ai décrites chez *Fegatella conica*. Ici encore, le noyau occupe la majeure partie de la spermatide, et c'est dans les espaces demeurés libres au niveau des angles que le chondriome se réunit et se fusionne en un ou plusieurs corps mitochondriaux de forme irrégulière et de densité variable (Pl. X, fig. 9).

Le résultat définitif de cette coalescence est la production d'un corps mitochondrial unique (Pl. X, fig. 10 à 15 et 17). Il est situé en un point quelconque de la spermatide; dont l'aspect est maintenant parfaitement homogène et dans laquelle il n'est pas possible de distinguer le protoplasme du noyau (Pl. X, fig. 11 et 12). A ce moment, ce corps mitochondrial, à peu près régulièrement ellipsoïdal, présente une région centrale claire correspondant à un grain d'amidon. C'est donc un véritable amyloplaste résumant en cet instant précis la totalité du chondriome de la spermatide (Pl. X, fig. 10 à 15 et 17).

Celle-ci évolue assez rapidement. Un liséré rouge apparaît sur son bord externe, l'encerclant plus ou moins complètement. Le corps du spermatozoïde se dessine avec une teinte verte plus marquée à la périphérie de la cellule (Pl. X, fig. 13). A un stade ultérieur, il s'individualise mieux encore et prend par le vert de méthyle une teinte analogue à celle du noyau de la spermatide, ce qui tend à faire admettre qu'il en dérive (Pl. X, fig. 10, 14 et 15). Il est alors court et réduit à un tour de spire au maximum (Pl. X, fig. 14, 15 et 17). L'une de ses extrémités est coiffée par un capuchon dont l'extrémité effilée entoure la spermatide tout entière (Pl. X, fig. 14, 15 et 18). Il m'est impossible de me prononcer sur la valeur de cette structure. Notons simplement que, malgré sa couleur noire par l'hématoxyline et rouge vif par la fuchsine acide, elle n'est pas directement issue du chondriome de la spermatide. Ce capuchon paraît s'allonger en même temps que le corps du spermatozoïde. Sa région proximale se contracte et finit par ne plus coiffer que la pointe extrême de ce dernier, tandis que sa portion distale, de plus en plus effilée, paraît continuer la spirale du spermatozoïde. Le corps mitochondrial

s'applique sur le bord interne de cette spirale, dès l'instant où elle commence à se préciser. Il demeure apparemment inchangé pendant que s'accomplissent les transformations que je viens de décrire ; toutefois il diminue légèrement de volume (Pl. X, fig. 14, 15 et 16).

Le spermatozoïde mûr présente un corps contourné en spirale double ou triple (Pl. X, fig. 17). Ce corps paraît homogène et est uniformément coloré en vert. Il est accompagné dans toute sa longueur par des filaments délicats et faiblement sinueux que la fuchsine acide colore en rouge. Ce sont là sans doute des cils. La méthode utilisée ici ne les met, il est vrai, généralement pas en évidence. Le fait est cependant possible, et SCHOTTLANDER [1893] décrit et dessine (1) chez les spermatozoïdes d'*Aneura* et de *Marchantia* une paire de cils colorés en rouge par le même réactif.

À ce stade, au moment où le spermatozoïde est mûr, le corps mitochondrial paraît avoir complètement disparu.

2. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de BATAILLON). — *Fegatella conica* (Pl. X, fig. 1, 2 et 8). — Les cellules spermatogènes au repos ont un noyau à structure réticulée plus dense à la périphérie. Aucun nucléole n'y est visible et, dans les préparations colorées par la safranine et le vert Lumière, tout le noyau est coloré en vert. La chromatine apparaît brusquement au moment où la cinèse va se produire et constitue rapidement les chromosomes qui ont l'aspect de bâtonnets très courts et trapus (Pl. X, fig. 2). Les pôles des fuseaux sont généralement assez larges, quoique plus aigus que chez *Mnium affine*. Dans tous les cas, aucun corps central n'est visible, et les granulations denses présentes à ce niveau ne sont pas différentes de celles qui se retrouvent dans les autres régions de la cellule. Le partage des chromosomes s'effectue normalement, et ils forment aux extrémités du fuseau deux amas se colorant fortement par la safranine (Pl. X, fig. 1). Cette coloration disparaît ensuite et ne se retrouve plus chez les noyaux fils reconstitués.

La dernière division spermatogène, facile à reconnaître à

(1) Pl. IV, fig. 6 et 15.

cause de la disposition oblique du fuseau, ne diffère des précédentes que par les dimensions plus réduites de la cellule où elle a lieu. Ici encore, aucun corps central ne peut être mis en évidence ni par la safranine ni par l'hématoxyline.

3. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de CHAMPY). — *Fegatella conica* (Pl. X, fig. 20 et 21). — L'examen des préparations non colorées met en relief l'absence totale de corps gras durant toute l'évolution du tissu spermatogène de *Fegatella conica*. Ni dans les plus jeunes stades, ni dans les cellules de dernières générations, ni dans les spermatides, ne se rencontrent de grains osmiophiles analogues à ceux qui sont présents dans certaines cellules appartenant aux tissus voisins. Dans une seule anthéridie, j'ai noté à l'intérieur de chaque spermatide une ou deux minuscules ponctuations colorées en noir par l'acide osmique. Peut-être est-ce là un aspect anormal correspondant à un début de désorganisation pathologique du contenu anthéridien. Peut-être aussi est-ce un phénomène normal. Dans ce cas, il est fugace, et ces grains, quelle que soit leur valeur, disparaissent aussitôt formés.

Le matériel coloré par la fuchsine acide donne des résultats superposables à ceux obtenus par la méthode de REGAUD, bien que sensiblement moins nets. Le noyau central présente un nucléole irrégulier ou fragmenté (Pl. X, fig. 21). Ce nucléole diminue de volume à mesure que les générations cellulaires se succèdent (Pl. X, fig. 20). Il paraît avoir complètement disparu au moment où la spermatide se forme. Les vacuoles, d'abord très grandes et déformées par compression réciproque (Pl. X, fig. 20), se réduisent ensuite et déterminent alors de minuscules cavités sphériques dans un protoplasme homogène. Celui-ci renferme un chondriome formé, dans les premiers stades, de grains irréguliers, parmi lesquels peuvent apparaître de courts chondriocentes généralement parallèles à la surface du noyau (Pl. X, fig. 20). Plus tard, les grains seuls sont présents, et leurs dimensions sont sensiblement égales (Pl. X, fig. 21).

Pellia Fabroniana (Pl. X, fig. 22 et 23). — Le fait saillant révélé par l'examen des anthéridies fixées par la méthode de

CHAMPY est la présence d'une grande quantité de globules osmiophiles dans les anthéridies voisines de la maturité. Mais, contrairement à ce que l'on pourrait attendre, ces globules osmiophiles ne sont pas situés à l'intérieur de la spermatide elle-même. Ils apparaissent dans la substance mucilagineuse constituant, lorsque les spermatides sont formées, les parois du tissu spermatogène (Pl. X, fig. 23). Ils s'y accroissent en nombre et en dimensions. Ils atteignent leur apogée au moment où, les spermatozoïdes étant formés, le mucilage commence à diffuser. Les parois intercellulaires sont alors peu colorées, mais leur trajet est jalonné par des grains osmio-réducteurs abondants, qui séparent les uns des autres les éléments spermatiques (Pl. X, fig. 22). A ce moment, ces corps semblent disparaître sans qu'il soit possible de préciser le mécanisme de leur disparition et ne se retrouvent pas au moment où les spermatozoïdes sont mis en liberté.

Il est impossible d'admettre, pour ces corps gras, une formation intracellulaire suivie d'une élimination et d'une localisation pariétale. Jamais, en effet, aucun corps osmio-réducteur ne se manifeste ici au sein de la spermatide. Jamais on n'en trouve dans l'espace compris entre la spermatide et la paroi qui l'enveloppe. Jamais aucun grain n'occupe, par rapport à la masse mucilagineuse pariétale, une situation superficielle pouvant correspondre à un stade de pénétration. Ces grains osmiophiles se différencient *in situ* dans la région la plus profonde de la membrane cellulaire, et ils y demeurent jusqu'au moment où la paroi diffuse et les libère. Ils réalisent, en somme, la phase dispersée d'une émulsion dont la phase continue est constituée par un mucilage.

Dans les préparations colorées par la fuchsine acide, la spermatide apparaît, au début de son évolution, avec un gros noyau sans nucléole déjeté sur le côté (Pl. X, fig. 23). Il a une structure apparemment réticulaire et se colore en rouge par la fuchsine. C'est là un fait inconstant, mais d'autant plus admissible dans le cas présent que le corps du spermatozoïde se colore de la même façon. Le protoplasme occupe le reste de la spermatide. Il est homogène, quelquefois creusé d'une ou deux vacuoles minuscules. Le matériel fuchsinophile,

assez imprécis dans les tout premiers stades, se condense rapidement en une masse unique et très chromatique. Cette masse qui, en coupe optique, paraît occuper l'angle de la spermatide non occupé par le noyau, réalise sans doute, bien qu'il m'ait été impossible de suivre en détail son évolution, le corps mitochondrial mis en évidence dans le matériel fixé par la technique de REGAUD.

§ III. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Aucun détail cytologique précis n'a été fourni au sujet de l'initiale anthéridienne. La description qu'en donne BLACK se borne à noter un contenu plus dense que dans les cellules voisines. En fait, les cellules qui se différencieront en anthéridies naissent isolément, plongées dans le thalle, et il est difficile de les y découvrir. Je n'ai pas été plus heureux que les chercheurs qui m'ont précédé dans cette voie. Un seul point paraît d'ailleurs discutable. C'est celui qui a trait à la présence ou à l'absence de chloroplastes, et nous avons vu chez les Mousses ce qu'il convenait d'en penser. Quoi qu'il en soit, si les chloroplastes manquent dans la cellule initiale, ils apparaissent rapidement et sont présents dans l'anthéridie jeune.

Je n'ai pas assisté à la différenciation de l'assise pariétale. Il semble qu'elle soit relativement tardive. Dans tous les cas, les chloroplastes sont présents dans les premières générations spermatogènes. Ils régressent ensuite plus ou moins rapidement selon un processus qui paraît sensiblement analogue à celui que j'ai noté chez les Mousses. On trouve en effet à un stade ultérieur des chondriocotes qui, en définitive, disparaissent, en sorte que les cellules spermatogènes de dernières générations renferment un chondriome homogène uniquement granuleux.

Cette absence de chloroplastes reconnue par HOFMEISTER dès 1851 est peut-être le seul point sur lequel tous les auteurs se soient accordés. SCHERRER lui-même, pour qui l'individualité et la permanence du plastome sont un dogme, est obligé d'admettre sa disparition au cours de la spermatogenèse.

P.-A. DANGEARD, seul, retrouve chez *Marchantia* des plastes se transmettant de cellule à cellule et jusqu'à la spermatide. Il semble évident que les stades intermédiaires n'ont pas été suivis. Comme SAPEHIN chez les Mousses, DANGEARD a dû reconnaître dans les premiers stades les plastes qui y existent en effet, puis retrouver dans la spermatide le corps mitochondrial, dont la forme régulièrement ovale pouvait en imposer pour un amyloplaste. Ces deux observations rapprochées suggéreraient évidemment l'idée d'une permanence du plastome, et il n'est pas étonnant que, dans un travail superficiel destiné plutôt à préciser le sens de quelques termes nouveaux qu'à élucider la spermatogenèse des Hépatiques, DANGEARD ait adopté cette façon de voir.

Les vacuoles se transmettent normalement de cellule à cellule, tantôt plus grandes, tantôt plus petites, selon l'écologie de l'espèce considérée. Elles sont, dans tous les cas, réduites en dimensions et en nombre dans les dernières générations.

Les corps gras sont entièrement absents du tissu spermatogène. Aucun auteur, d'ailleurs, n'en a signalé à ce stade. Seul WOODBURN [1911] pense que les plus gros parmi les grains cytoplasmiques peuvent être des corps gras ; mais il n'est pas autrement affirmatif.

Les cellules initiales spermatogènes renferment un gros caryosome unique. Il disparaît peu à peu au cours de la spermatogenèse. Bien que je n'aie jamais observé ce détail, cette disparition peut sans doute, comme chez les Mousses, être précédée d'une fragmentation. Ainsi se justifient les images vues par IKENO et interprétées par lui comme une émission de chromatine extra nucléaire d'ailleurs formellement niée par WOODBURN [1913]. Quoi qu'il en soit, et comme l'ont noté SCHOTTLANDER, LEWIS, WOODBURN et WILSON, les noyaux quiescents des dernières générations sont homogènes et sans chromatine visible. Mais, au moment où la cinèse va se produire, celle-ci réapparaît et reconstitue un volumineux caryosome.

J'ai déjà noté chez les Mousses cette apparition pré-cinétique de chromatine néoformée. Chez les Hépatiques, WILSON [1911] et WOODBURN [1922] ont reconnu un phéno-

mène semblable. Ils ne signalent pas, il est vrai, la formation *de novo* d'un caryosome, mais ils décrivent l'augmentation de volume d'un nucléole préexistant par concentration à ce niveau de chromatine. Enfin, et c'est là un point des plus importants, WOODBURN [1922] décrit la naissance des chromosomes, directement, à partir du caryosome ainsi constitué. Il signale, il est vrai, ce fait au passage et sans en tirer la moindre conclusion. Mais il est remarquable que ce processus cinétique est précisément celui que j'ai décrit dans la spermatogenèse des Mousses, et cette observation, complétant les miennes, permet d'affirmer que, chez les Hépatiques, le caryosome est une caryosphère.

Comme l'ont bien vu WOODBURN [1911, 1923] et CLAPP [1912], il n'y a pas de corps centraux. SCHOTTLANDER [1893] avait d'ailleurs signalé leur absence chez *Aneura pinguis* et BOLLETER [1905] n'en avait pas vu davantage chez *Fegatella conica*, où pourtant il admet leur présence.

Cependant de nombreux auteurs ont décrit l'existence de structures diverses aux pôles du fuseau ; mais les divergences d'opinions qui se manifestent à cet égard sont un témoignage certain de l'insuffisance des observations réalisées. ESCOYEZ [1907] voit les corps centraux apparaître à la dernière cinèse seulement. Pour WILSON [1911], elles sont déjà présentes dans les anthéridies renfermant trente cellules. SCHOTTLANDER [1903] les voit à tous les stades. IKENO [1903] et BOLLETER [1905] admettent leur apparition avant chaque prophase et leur disparition après chaque métaphase, mais le premier leur attribue une origine nucléaire que leur refuse le second. Enfin, BLACK [1913] et WOODBURN [1922] retrouvent aux pôles du fuseau des grains analogues à ceux qui sont présents dans tout le cytoplasme. Pour BLACK, ils sont inconstants et sans continuité génétique ; pour WOODBURN, ils se groupent au niveau des pôles sous forme de capuchons coiffant les extrémités du fuseau.

Cette dernière observation de WOODBURN suggère un rapprochement avec ce que j'ai décrit chez *Marchantia*, et précédemment chez les Mousses. Fréquemment, les chloroplastes en voie de régression se disposent de part et d'autre

du noyau et s'incurvent parallèlement à sa surface, formant ainsi deux capuchons diamétralement opposés. Leur position polaire est évidemment sous la dépendance des lignes de force cinétiques de la cellule, et les grains décrits par BLACK et WOODBURN, soit dans le cytoplasme, soit aux pôles du noyau, sont très certainement des chondriosomes. D'ailleurs, suivant le degré plus ou moins avancé de la différenciation, suivant aussi la méthode de fixation employée, ces chondriosomes se manifestent avec plus ou moins d'exactitude et peuvent même ne pas être révélés ; mais, s'ils le sont, c'est toujours aux pôles du fuseau, parce que leur densité y est plus grande. Ainsi s'expliquent les diverses images décrites. Les observations de WOODBURN [1911, 1913], de CLAPP [1912] et de BAGCHEE (1924), correspondant seules à des préparations bien différenciées, sont les seules à affirmer l'absence de corps centraux chez les Hépatiques. Tous les autres auteurs ont, à cause d'une technique insuffisante, reconnu des corpuscules polaires dont, comme on l'a vu tout à l'heure, le seul caractère commun est de se trouver pendant un temps plus ou moins long aux pôles du fuseau.

Cette absence de corps centraux dans les mitoses spermatogènes se vérifie également en ce qui concerne la dernière d'entre elles. La spermatide est en effet, chez les Hépatiques, le résultat d'une division diagonale. La dernière mitose est donc facile à reconnaître, mais sa position spéciale mise à part, elle ne diffère en rien de celles qui l'ont précédée dans la lignée spermatique. Aucun corps central et, d'une façon plus générale, aucune structure spécialement différenciée ne se retrouvent aux pôles du fuseau. Il en est vraisemblablement de même chez les Mousses, bien que, comme nous l'avons vu, il soit plus difficile d'être affirmatif en ce qui les concerne.

Les spermatides résultant de la dernière division spermatogène ont une section triangulaire. Leur noyau est homogène, hémisphérique et remplit presque entièrement la cellule. Le protoplasme qui le recouvre est, par conséquent, réduit à une mince pellicule plus épaisse au niveau des angles où sont groupés quelques chondriosomes peu nombreux et dont certains sont relativement très gros.

Cette dimension supérieure à la normale est due, sans aucun doute, à un fusionnement partiel analogue à celui que j'ai décrit dans la spermatide des Mousses. Mais la disposition de la couche protoplasmique entraîne quelques modifications de détails dans la formation du corps mitochondrial. Au lieu de se réunir d'emblée en un point de la spermatide, les chondriosomes se répartissent dans le cytoplasme, dont l'épaisseur irrégulière dirige nécessairement les plus gros vers les angles. C'est à ce niveau qu'ils se ramassent et s'agglomèrent. Ainsi se forment plusieurs corps mitochondriaux de dimensions variables. Ce sont eux qui, par un fusionnement ultérieur, donnent le corps mitochondrial unique définitivement présent dans la spermatide.

Ce corps mitochondrial, régulièrement ovalaire, élabore de l'amidon ; mais, contrairement à ce qui se passe chez les Mousses, il y emploie toute sa masse. Aussi présente-t-il à un examen superficiel l'aspect d'un chloroplaste amylofère dont la région centrale est plus claire.

Il est de toute évidence que ce corps mitochondrial, résumant le chondriome total de la cellule, n'est autre que le plaste dont P.-A. DANGEARD [1924] admet l'existence dans la spermatide. Il est également l'homologue de la « limosphère » à centre incolore décrite par WILSON [1911], ainsi



Fig. VII.—Spermatides de *Porella* (d'après Woodburn [1911], Pl. XXV, fig. 12).

que du *Nebenkörper* décrit par IKENO [1903] chez *Marchantia* et par BOLLETER [1905] chez *Fegatella*. De même, le blépharoplaste dessiné par WOODBURN en 1911 chez *Porella* (1) (fig. VII) et en 1913 chez *Blasia* (2) semble bien correspondre à ce même corps mitochondrial. Il est probable que la plupart des structures décrites par les autres auteurs sous le nom de blépharoplastes admettent la même interprétation, mais

la médiocrité de leurs figures permet rarement une identification absolue. Il n'en est cependant pas de même en ce qui concerne IKENO. Je reviendrai sur la discussion des dessins qu'il fournit lorsque l'exposé de mes propres recherches me permettra de les en rapprocher.

(1) Pl. XXV, fig. 12.

(2) Pl. XI, fig. 9.

L'élément mâle se forme, à partir de la spermatide, par un processus qui paraît peu différent de celui que j'ai décrit chez les Mousses. Il est ici encore très vraisemblable que le corps du spermatozoïde dérive du noyau de la spermatide. Les réactifs microchimiques colorent en effet de façon identique ces deux éléments. Mais, dans aucun cas, je n'ai pu suivre la transformation progressive de l'un en l'autre. Ici encore, à un moment donné et qui est toujours le même, le noyau est méconnaissable, et la spermatide paraît homogène.

WOODBURN, dans son travail posthume [1922], revient sur l'hypothèse qu'il avait déjà émise en 1915 à propos de *Mnium affine* (1). Chez les Bryophytes, dit-il, il y a, au cours de l'évolution spermatique, un moment où une union intime, sinon un mélange, du noyau et du cytoplasme paraît exister (2).

Bien qu'une telle hypothèse soit en accord parfait avec mes propres observations et explique de façon parfaite les images qu'elles m'ont fournies, il paraît cependant bien aventureux d'avancer de façon affirmative une opinion aussi grave. Sans nier formellement la possibilité d'un tel fait, il semble plus prudent d'admettre jusqu'à plus ample informé que le noyau traverse, comme la spermatide elle-même, une période critique de remaniement total lui imposant une structure particulièrement labile. On peut ainsi concevoir plus aisément l'action caryolysante d'un fixateur appliqué à cet instant. Quoi qu'il en soit, des recherches nouvelles sont indispensables avant que l'on puisse se permettre de porter un jugement définitif sur ce sujet.

Comme je l'ai déjà indiqué, je n'ai pas vu de blépharoplastes *sensu stricto*, et il semble bien qu'il n'y en ait pas. La seule structure qui pourrait lui être assimilée est le capuchon effilé prolongeant la spirale spermatique. Il semble d'ailleurs que le blépharoplaste décrit par IKENO y corresponde précisément. Sa figure 24 (fig. VIII) se superpose en effet



Fig. VIII. —
Spermatides
de *Marchantia polymorpha* (d'après
IKENO [1903],
Pl. III, fig. 24)

(1) P. 448.

(2) P. 538.

à ma figure 12 (1). Or, cette figure 12 n'est autre que la figure 14 (2) vue de profil et en coupe optique. Et il est évident que le point fuchsinophile, correspondant sur ma figure 12 au blépharoplaste d'IKENO, correspond, d'autre part, à la pointe étirée du capuchon bien visible sur la figure 14.

Il m'est malheureusement impossible d'affirmer que cette structure est en relation avec les cils. Il est vrai que ceux-ci se colorent de façon identique; et il ne serait pas étonnant que ces deux formations fussent génétiquement liées. Mais l'impossibilité où je me suis trouvé de suivre leur évolution m'interdit de prendre position à cet égard. Tout ce que je puis affirmer, c'est qu'une telle structure est indépendante du chondriome et qu'elle est totalement néoformée sans prendre part à aucun titre à la caryocinèse diagonale.

Les substances osmiophiles toujours présentes chez les Hépatiques ne se retrouvent jamais dans la série spermatogène ni dans le spermatozoïde mûr. Par contre, il s'en trouve dans les parois mucilagineuses séparant les éléments mâles. L'apparition progressive de ces corps au moment où la spermatide, se transformant en spermatozoïde, manifeste une grande activité physiologique, suggère l'idée d'un rapport possible entre ces deux processus. Cependant, ce n'est pas la cellule qui produit cette substance. Il ne s'en trouve jamais dans son protoplasme. Il n'y a jamais transport à partir de la spermatide vers la membrane. L'élaboration se fait directement sur place, au sein de la membrane elle-même.

Cette membrane, comme l'a reconnu BAGCHEE [1924], s'accroît en épaisseur, et cet accroissement n'est pas dû, comme on l'expose communément, à une simple gélification de substance préexistante. Mais il n'est pas dû davantage à l'action unilatérale de la spermatide. L'épaississement ne se fait pas par juxtaposition. On n'observe jamais la zonation régulière qui correspondrait à ce processus. L'accroissement n'est pas régulier. La membrane suit le retrait de la spermatide comme une substance fluide qui s'insinuerait entre des éléments non exactement en contact. Il y a une augmentation diffuse du volume de la paroi et, en fait,

comme je l'ai déjà noté chez les Mousses (1), la substance est élaborée *in situ* par une intussusception qui entraîne une néoformation constante en profondeur comme en surface. Dès lors il ne paraît pas déraisonnable d'admettre, dans cette membrane « vivante », l'élaboration concomitante d'une deuxième substance pouvant dépendre ou non de la première, mais se développant dans des conditions analogues à un niveau indifférent.

La valeur de cette substance osmio-réductrice ne paraît pas douteuse. On ne peut admettre qu'il s'agisse de tanins. Ces derniers ont en effet une origine vacuolaire qui ne s'accorde pas avec l'évolution que je viens de décrire. Ce ne sont pas davantage des cires. Bien que celles-ci soient généralement élaborées au niveau des membranes, leur rôle protecteur serait difficilement conciliable avec la situation profonde du tissu spermatogène. On se trouve sans aucun doute en présence de ces huiles essentielles qui sont liées à la physiologie cellulaire des Hépatiques.

La question de savoir si ces essences sont élaborées par la membrane dans laquelle on les trouve est de peu d'importance. On peut cependant avancer à ce sujet une hypothèse qui, malgré sa fragilité inévitable, permet du moins provisoirement de synthétiser certains faits.

Les huiles essentielles des Hépatiques ne sont pas des réserves. Elles sont éliminées par le protoplasme. Elles ne sont jamais reprises par lui. Sans rapport avec le métabolisme cellulaire à cause de leur insolubilité, elles sont comme enkystées dans le cytoplasme et ne remplissent aucun rôle apparent. Or, tandis que, chez les *Jungermanniales*, toutes les cellules renferment un stock analogue de ces corps huileux, chez les *Marchantiales* certaines cellules paraissent se spécialiser parmi les autres dans l'élaboration de ces corps et s'hypertrophient dans ce sens. Il paraît dans ce cas difficile d'admettre que les cellules à oléocorps ont seules conservé le type cytophysiologique normal des Hépatiques. En d'autres termes, on se demande pourquoi le protoplasme de certaines cellules perdrait la faculté, caractéristique des Hépatiques, de pro-

(1) P. 400.

duire des huiles essentielles, alors que d'autres en produiraient avec une abondance et une rapidité difficilement compatibles avec la quantité toujours décroissante de leur protoplasme. Il paraît plutôt légitime de penser que, dans tous les cas, le protoplasme des Hépatiques fabrique ces essences, mais sous une forme soluble qui peut soit se concrétiser sur place chez les *Jungermanniales*, soit être transportée vers des cellules spécialisées, non pas dans la fabrication, mais dans la condensation de ces corps. On sait d'ailleurs que, chez les animaux, le transport des graisses se fait, au moins partiellement, sous forme de glycérine et de savons solubles se concrétisant ensuite au niveau de la cellule graisseuse en un éther insoluble qui y est ainsi immobilisé.

Si donc l'on admet la possibilité chez les Hépatiques d'un pareil transport, on pourra concevoir un processus analogue au cours du métabolisme actif lié à la spermatogenèse. Le protoplasme des éléments spermatiques ne présente jamais dans sa substance de corps huileux concrétisés. Mais ce protoplasme est toujours spécifiquement du protoplasme d'Hépatique. Il doit former au moins les éléments solubles qui sont à l'origine de ces corps. Or, leur condensation dans la spermatide est matériellement impossible. Le volume des globules huileux produits dépasse de beaucoup le volume des éléments spermatiques proprement dit, et, chez ceux-ci, le protoplasme se réduit à une pellicule d'épaisseur presque nulle. Aussi les oléorésines sont-elles évacuées et transportées sous forme soluble, puis concrétisées, insolubilisées et immobilisées en un point voisin.

CHAPITRE II.

Ovogenèse et Œuf.

§ I. — HISTORIQUE.

L'œuf, facile à observer chez les Hépatiques où il n'est revêtu que d'une assise de cellules, fut assez exactement décrit par les premiers observateurs.

UNGER [1839] décrit dans l'archégone de *Riccia glauca* une masse centrale de mucus incolore dont l'aspect est trouble et granuleux. Il la considère comme formée par deux substances, l'une homogène, incolore, plus fluide, l'autre granuleuse (1).

Les indications données par HOFMEISTER [1851] ne sont pas sensiblement différentes. Chez *Pellia epiphylla*, les cellules centrales de l'archégone se remplissent bientôt après leur formation d'un mucus granuleux au milieu duquel est un noyau transparent (2). La même structure se retrouve dans les œufs de *Marchantia polymorpha* (3) et de *Targionia hypophylla* (4). Bien que l'auteur ne décrive pas explicitement les autres espèces étudiées par lui, on peut présumer, d'après les figures qu'il en donne, qu'il a reconnu chez elles des détails analogues.

STRASBURGER [1870] donne une description surtout anatomique de l'archégone de *Marchantia polymorpha*. La cellule centrale d'un stade jeune est remplie de cytoplasme finement granuleux et jaunâtre. Au centre, se trouve un gros noyau. Cette cellule se divise en deux. La cellule supérieure ou cellule du canal contient un petit noyau (5). La cellule infé-

(1) P. 7.

(2) P. 17.

(3) P. 56.

(4) P. 58.

(5) P. 416.

rieure donne l'œuf, dont le noyau est très gros. Ce noyau présente à son sommet une tache réceptrice (*Empfängnis-fleck*) (1).

JANCZEWSKI [1872] fit porter ses recherches sur les Ricciées et sur les Marchantiées. Dans le premier groupe, la cellule superficielle destinée à donner l'archégone se renfle en papille, et son cytoplasme devient plus dense vers le sommet. La région apicale s'isole pour donner la cellule initiale du jeune archégone. Le protoplasme y est fortement réfringent (2). L'œuf mûr est formé d'un cytoplasme homogène à la périphérie, granuleux et opaque vers le centre. Au milieu, se voit une région plus claire, qui est sans doute le noyau (3).

Chez les Marchantiées, l'œuf mûr est clair et présente en son centre un noyau plus clair encore. Il n'y a pas de tache réceptrice (4).

KNY [1890], dans sa monographie de *Marchantia polymorpha*, note simplement que l'œuf possède un gros noyau et une région apicale plus claire (5). Cette région n'est autre que la tache réceptrice (6).

GAYET [1897] voit chez *Preissia* un œuf formé d'un protoplasme très réfringent à structure réticulée ou plutôt granuleuse. Le noyau (7) est bien visible et très chromophile. Sa structure est réticulée, et il renferme plusieurs nucléoles pourvus eux-mêmes de nucléolules (8).

Chez *Sphaerocarpus terrestris*, l'œuf a un protoplasme grossièrement granuleux (9). Son noyau renferme un gros nucléole contenant un ou deux nucléolules (10).

Chez *Anthoceros*, l'oosphère (11) est une grosse cellule granuleuse de 90 à 100 μ de diamètre environ; son noyau possède deux zones très distinctes : l'une intérieure très foncée, avec un nucléole plus clair, l'autre extérieure moins foncée sur laquelle on voit une sphérule claire et un granule foncé. Ces deux derniers corps sont hétérogènes. Pour l'auteur, le granule foncé est apporté par l'anthérozoïde et se

(1) P. 418.

(2) Col. 383.

(3) Col. 385-386.

(4) Col. 388.

(5) P. 384.

(6) P. 385.

(7) Pl. fig. 39.

(8) P. 192.

(9) Pl. VII, fig. 15.

(10) P. 182.

(11) Fig. 150.

fusionne avec la sphère claire, qui est vraisemblablement une sphère directrice (1).

GARBER [1904] note chez l'œuf de *Ricciocarpus natans* un protoplasme d'abord un peu vacuolisé, mais devenant rapidement plus dense à cause de l'augmentation des substances de réserve qu'il contient. Les grains d'amidon sont si nombreux à ce stade qu'on peut les voir même au faible grossissement (2).

CLAPP [1912] voit également chez *Aneura pinguis* un œuf large et rond dont le cytoplasme contient de nombreux grains d'amidon (3).

SCHERRER [1913-1914], chez *Anthoceros*, décrit un chromatophore et des chondriosomes dans toutes les cellules profondes de l'archégone. Il les retrouve dans l'œuf (4). Les chondriosomes s'y présentent sous forme de grains et de bâtonnets plus ou moins longs (5). À côté d'eux se trouvent des gouttelettes et des anneaux plus gros que les chondriosomes, mais se colorant de même. L'auteur n'en propose aucune interprétation.

HAUPT [1921] étudie l'évolution des organes sexuels chez *Reboulia hemisphaerica*. Il ne donne aucune description cytologique des premiers stades. Cependant, on peut déduire de ses dessins qu'il a vu dans les cellules initiales des archégones un protoplasme plus dense vers le sommet (6). Cette cellule se divise par une cloison transversale, et, au stade bicellulaire, la cellule apicale présente un contenu plus dense que la cellule basale (7).

L'œuf mûr renferme beaucoup de « plastides » et de nombreuses gouttelettes d'huile. Celles-ci persistent dans les premiers stades évolutifs de l'embryon (8).

RICKETT [1923], chez *Ricciocarpus*, décrit brièvement l'archégone avant et pendant la fécondation. L'œuf mûr a un cytoplasme dense fortement chromophile et de structure délicate. Il n'y a pas de tache réceptrice (9). Si l'œuf n'est

(1) P. 238.

(2) P. 167.

(3) P. 183 et fig. 33.

(4) [1913], p. 498 ; [1914], p. 18.

(5) [1914], p. 19.

(6) Fig. 14.

(7) Fig. 15-16.

(8) P. 72.

(9) P. 232.

pas fécondé, il se désintègre, ce qui se manifeste d'abord par une augmentation de sa chromaticité, puis par une contraction notable (1).

Peu après la fécondation, le protoplasme devient finement réticulaire et plus tard alvéolaire (2), ce qui, pour l'auteur, correspond à un changement sinon dans sa structure, du moins dans sa substance (3).

Enfin, en 1924, P.-A. DANGEARD reprend l'étude de l'œuf de *Marchantia polymorpha* et, grâce aux techniques modernes, met en évidence quelques détails nouveaux. L'œuf jeune renferme un cytoplasme dense parsemé de petites vacuoles, un gros noyau central et des « mitoplastes » longs et flexueux entre lesquels se distinguent de nombreux « cytosomes » sphériques (4). Plus tard, l'amas chromatique présent dans le noyau jeune se désagrège; les « mitoplastes » sont remplacés par des « sphéropastes » dont le diamètre est égal à trois fois celui des « cytosomes », que l'on retrouve ici sans changement. Des vacuoles sont aussi présentes. Certaines renferment des « endochromidies ».

§ II. — RECHERCHES PERSONNELLES.

1. MATÉRIEL VIVANT. — *Marchantia polymorpha*. — L'archégone de *Marchantia*, plus transparent que celui d'*Hylocomium splendens* à cause de sa paroi réduite à une seule assise cellulaire, se prête à une étude relativement aisée.

Les cellules pariétales sont petites. Elles renferment des chloroplastes réduits dans lesquels l'eau iodée colore deux ou trois minuscules grains d'amidon. Ces chloroplastes sont rejetés contre les parois latérales et profondes des cellules par une vacuole centrale très développée. Quelques grains réfringents sont présents parmi les chloroplastes. Ici encore, leur faible dimension ne permet pas d'affirmer s'ils se colorent ou non par l'acide osmique.

L'œuf est granuleux et grisâtre, et aucun chloroplaste n'y est visible. L'eau iodée est sans action et, après un séjour

(1) P. 232-233.

(2) P. 236.

(3) P. 237.

(4) P. 269.

prolongé dans ce réactif, aucune coloration ne se manifeste qui puisse s'interpréter comme due à la présence dans l'œuf d'une quantité même minime d'amidon. Par contre, l'acide osmique provoque un brunissement rapide de cet œuf, et on peut alors distinguer dans son cytoplasme, grâce à leur coloration noire, des gouttelettes d'huile quelquefois d'assez grandes dimensions.

2. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de REGAUD). — *Lunularia cruciata* (Pl. XI, fig. 1, 5 et 7). — Les archégones prennent naissance aux dépens d'un massif cellulaire à peu près hémisphérique inséré dans une cavité creusée dans la partie supérieure du thalle, un peu en arrière de la région génératrice. Ce massif, ou réceptacle archégonial, est constitué par des cellules assez différentes de celles qui constituent le thalle. Elles sont toutes identiques, et aucune ne se spécialise dans la synthèse des oléocorps. Leurs dimensions sont plutôt réduites. Leur noyau central est pourvu d'un nucléole peu chromophile et entouré d'un cytoplasme assez dense creusé de vacuoles de dimensions moyennes. Le chondriome est représenté par des grains parfaitement isodiamétriques et par de courts bâtonnets (Pl. XI, fig. 5).

Les archégones se différencient aux dépens des cellules superficielles de ce massif cellulaire. La cellule initiale d'un archégone se renfle et se divise en deux par une cloison transversale (Pl. XI, fig. 1). Leur forme exceptée, ces deux cellules diffèrent peu de la cellule initiale. Il convient toutefois de noter que le cytoplasme de la cellule apicale est plus dense et que les vacuoles y sont réduites au point d'y être invisibles. En outre, le noyau est sensiblement plus gros. Cette augmentation du rapport nucléo-protoplasmique n'est d'ailleurs pas étonnante chez une cellule ayant, au moins provisoirement, la valeur d'une génératrice. Le chondriome n'a pas changé d'aspect. Cependant les bâtonnets paraissent s'allonger et se transformer en chondriocontes plus ou moins sinueux.

Après un certain nombre de divisions, l'archégone réalise un massif cellulaire qui différencie une cellule centrale entourée d'une assise pariétale.

Les cellules constituant cette paroi (Pl. XI, fig. 4) ne diffèrent que par des détails minimes de la cellule initiale et par conséquent aussi des cellules du réceptacle qui lui ont donné naissance. Le noyau, toujours central, possède un nucléole si peu chromophile qu'il est généralement impossible de l'apercevoir. Il existe cependant, comme on peut s'en rendre compte au moyen d'autres techniques. Les vacuoles sont devenues fort grandes. Elles sont séparées les unes des autres par des travées cytoplasmiques délicates, où se retrouve un chondriome analogue à celui que j'ai décrit dans les cellules du réceptacle.

La cellule centrale constitue l'œuf (Pl. XI, fig. 2 et 3). Elle est nettement différente des autres par sa forme ovoïde et par ses dimensions, qui sont plus grandes. De plus, son cytoplasme dense ne permet de reconnaître aucune vacuole. Le chondriome est formé de mitochondries et de chondriocentes sinueux et enchevêtrés extrêmement abondants. Certaines régions cytoplasmiques en sont néanmoins privées. Ces régions, de forme circulaire, correspondent certainement à des vacuoles dont on peut ainsi deviner l'existence (Pl. XI, fig. 2). Le noyau, très gros, présente un nucléole bien marqué.

Certains œufs de plus grand diamètre présentent des éléments fuchsinophiles plus ou moins ovoïdes et dérivant évidemment des chondriosomes préexistants (Pl. XI, fig. 7). On pourrait les interpréter comme des chloroplastes. Mais les individus de *Lunularia cruciata* étudiés ici étant tous femelles et les œufs n'étant, par conséquent, jamais fécondés, il faudrait admettre que les chloroplastes, d'abord absents, apparaîtraient avant la fécondation, c'est-à-dire à un moment où ils sont au moins inutiles. Il est plus vraisemblable de considérer ces renflements du chondriome comme un début de dégénérescence. On peut, d'ailleurs, en suivre les étapes caractérisées par une déformation des éléments fuchsinophiles, par une augmentation de leur volume relativement à celui de l'œuf, et enfin par leur fusion plus ou moins complète intéressant aussi le protoplasme ambiant qui, en définitive, se colore tout entier par la fuchsine acide.

Marchantia polymorpha. — Le matériel étudié, récolté

trop tard, et d'ailleurs non fécondé faute d'individus mâles, présentait des œufs en complet état de dégénérescence et dans lesquels aucun détail intéressant ne pouvait être reconnu. J'ai simplement noté, dans les cellules de la paroi, la présence de chloroplastes assez petits, mais parfaitement caractérisés et souvent amylières. Toutefois, il m'est impossible de dire s'ils sont présents dès le début de l'évolution de l'archégone ou s'ils apparaissent à une époque déterminée, — peut-être au moment où la maturité de l'œuf s'accomplit, — dans les cellules pariétales.

3. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de BATAILLON). — *Lunularia cruciata* (Pl. XI, fig. 8). — Les préparations obtenues par cette méthode donnent des résultats qui sont un peu différents de ceux que fournit le matériel fixé par la méthode de REGAUD. Ainsi qu'on pouvait s'y attendre, le cytoplasme, mal fixé, présente l'aspect régulièrement alvéolaire souvent décrit par les auteurs. Le protoplasme est irrégulièrement granuleux, et certaines granulations peuvent se colorer par la safranine si la différenciation n'a pas été suffisamment poussée.

Le noyau de l'œuf (Pl. XI, fig. 8), comme ceux des cellules voisines, présente un gros caryosome. C'est là un fait à retenir. Il est en effet intéressant de noter que, chez le gamète mâle, le caryosome disparaît (rapport nucléolo-nucléaire égal à 0), tandis que, chez le gamète femelle, il est très développé (rapport nucléolo-nucléaire égal à 0,4). Il garde ici, même au moment où la cellule non fécondée n'est pas susceptible de mitose, l'aspect d'un noyau de cellule génératrice.

4. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de CHAMPY). — *Lunularia cruciata* (Pl. XI, fig. 6, 9 et 13). — Comme je l'ai indiqué plus haut, le réceptacle sur lequel sont insérés les archégones et aux dépens duquel ils se forment est constitué par des cellules toutes identiques (Pl. XI, fig. 13). Le cytoplasme, creusé de vacuoles fort apparentes, renferme un noyau à nucléole très net. Aucun chondriosome n'est visible. Par contre, des gouttelettes sphériques colorées en noir par l'acide

osmique parsèment irrégulièrement le protoplasme. Elles sont relativement petites et de diamètre variable.

Des gouttelettes analogues se retrouvent durant toute l'évolution de l'archégone. Lorsque celui-ci est encore un massif cellulaire indifférencié, elles sont présentes dans chacune de ses cellules, qui sont alors exactement identiques à celles du réceptacle.

Dans l'archégone adulte, les cellules de la paroi et l'œuf ne diffèrent guère que par leurs formes et leurs dimensions. Notons simplement que l'œuf (Pl. XI, fig. 6), moins abondamment vacuolisé, renferme un gros noyau à nucléole fuchsinophile relativement volumineux. Les globules osmiophiles y sont un peu plus développés et plus nombreux que dans les autres cellules (Pl. XI, fig. 9). Leur nombre et leurs dimensions s'accroissent encore, en même temps que la fuchsinophilie de la cellule augmente lorsque l'œuf vieillit et se désorganise sans être fécondé. On voit alors assez fréquemment un noyau encore net au milieu d'un cytoplasme contracté vivement coloré en rouge et bourré de globules osmiophiles souvent très gros.

Un stade antérieur présente çà et là, parmi les globules osmiophiles, des masses fuchsinophiles irrégulièrement ovoïdes parsemant le protoplasme. Ces masses fuchsinophiles rappellent vaguement l'aspect des plastes, et un examen insuffisamment approfondi pourrait à tort les faire interpréter comme tels. En réalité, leur apparition, qui marque le début de la désorganisation cellulaire, en est très certainement l'un des premiers résultats.

Marchantia polymorpha. — Les cellules situées immédiatement à la base de l'archégone sont identiques à celles que j'ai décrites au même endroit chez *Lunularia cruciata*. Leur protoplasme peu vacuolisé renferme un noyau de dimensions et de constitution normales. Les globules osmioréducteurs, également répartis dans le cytoplasme, sont petits et assez réguliers. Mais les cellules plus profondes du réceptacle, bien qu'encore très différentes des cellules végétatives proprement dites, présentent, contrairement à ce qui se passe chez *Lunularia*, des chloroplastes très nets. Ces chloroplastes se re-

trouvent dans les cellules pariétales de l'archégone. Ils sont assez développés et le plus souvent rejetés latéralement par une grosse vacuole centrale. Des globules osmiophiles très abondants parsèment le protoplasme. Ils sont sphériques, de diamètre variable et, en moyenne, plus développés qu'ils ne l'étaient dans les cellules du réceptacle.

Les œufs sont, comme je l'ai déjà indiqué, dans un état de désorganisation qui n'en permet pas l'étude. Néanmoins, on peut reconnaître (surtout dans les préparations non colorées) des globules osmiophiles souvent groupés en amas plus ou moins distincts. Leur disposition est sans intérêt en raison de l'état cytologique de la cellule qui les contient; mais leur présence à ce stade et dans les cellules qui donnèrent naissance à l'archégone permet raisonnablement de supposer que l'œuf en contenait au moment de sa maturité.

§ III. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

L'ovogenèse des Hépatiques est peu différente de celle des Mousses. Elle nécessiterait à peine une description différente si les globules d'oléorésine présents ici comme dans toute cellule d'Hépatique ne réalisaient un élément nouveau, quoiqu'à vrai dire assez secondaire.

La cellule initiale de l'archégone se développe aux dépens d'un massif archégoniophore, qui paraît généralement privé de chloroplastes. Le chondriome de ses cellules est, au moins chez les espèces que j'ai étudiées, constitué uniquement par des mitochondries et des chondriocotes. Il paraît cependant probable que le type plaste-mitochondrie puisse également être réalisé, et, en fait, chez *Marchantia polymorpha*, les cellules profondes du massif répondent à ce type, dont les cellules superficielles ne s'éloignent que par un passage progressif de la forme plaste à la forme chondriocote. Dans tous les cas, et quel que soit le type de chondriome réalisé, toutes les cellules du massif archégoniophore présentent des globules de substance résineuse relativement petits et de diamètre variable.

La cellule initiale de l'archégone, au début de sa différen-

ciation, ne se distingue en rien des cellules avoisinantes. Elle se renfle rapidement vers l'extérieur et, par un processus analogue à celui que j'ai décrit chez les Mousses, sépare une cellule apicale et une cellule basale. Comme chez *Hylocomium splendens*, le cytoplasme de la cellule apicale est plus dense que celui de la cellule basale. C'est là un caractère embryonnaire qui témoigne de l'activité génératrice de la cellule en question. Il se manifeste d'ailleurs avant qu'elle ne soit isolée, et JANCZEWSKI l'avait noté dès 1872.

Les cloisonnements répétés subis par la cellule apicale donnent rapidement un massif cellulaire sur la structure cytologique duquel je n'insisterai pas. Elle répond en tous points à celle de la cellule initiale. On en connaît l'évolution ultérieure. Elle a pour résultat la constitution d'un organe en forme de bouteille, dont la paroi, réduite à une assise cellulaire, renferme au niveau de son col une série de cellules destinées à disparaître.

Les cellules de la paroi évoluent vers le type adulte. Les noyaux y sont petits et les vacuoles grandes. Cependant les chloroplastes y sont toujours réduits. Même dans les archégones âgés observés chez *Marchantia*, leurs dimensions étaient minimales et, lorsqu'ils renfermaient quelques grains d'amidon, très inférieures à celles des chloroplastes présents dans les cellules du thalle.

Cette réduction des chloroplastes se retrouve poussée à son degré extrême chez *Lunularia cruciata*. Chez cette espèce, le chondriome demeure au stade chondrioconte-mitochondrie, et cela quel que soit l'âge de l'archégone considéré. J'ai déjà signalé à maintes reprises les interprétations auxquelles cette diversité de structure pouvait donner lieu. Ici encore, elle peut tenir à l'état physiologique différent de l'organe (qu'il s'agisse de son âge, de l'influence médiate de la fécondation ou plus simplement des conditions d'existence auxquelles il est soumis), ou à un état d'équilibre structural propre à l'espèce. Cette dernière hypothèse paraît d'autant plus plausible que les deux espèces, récoltées à la même époque et dans des endroits analogues, étaient l'une et l'autre représentées uniquement par des pieds mâles. De plus, nous avons

vu que le massif archégoniophore de *Marchantia* différencie des chloroplastes à un niveau où il ne s'en trouve aucun chez *Lunularia*.

Dans tous les cas, ici comme dans le massif archégoniophore, on retrouve les grains osmioréducteurs correspondant aux oléorésines propres aux Hépatiques. Ils ont les caractères que j'ai décrits plus haut.

Dès sa différenciation, l'œuf, dérivant de cellules sans chloroplastes, en est lui aussi privé. Son évolution, très simple, consiste en un accroissement de ses dimensions et en un développement surabondant de son chondriome. Ainsi est réalisé le cytoplasme granuleux et incolore vu par UNGER [1839], HOFMEISTER [1851], STRASBURGER [1870], JANCZEWSKI [1872], KNY [1890] et RICKETT [1923].

Les chondriosomes présents dans l'œuf sont, comme chez les Mousses, des chondriocontes et des mitochondries, ce qui correspond à la description de P. A. DANGEARD [1924] ; mais je n'ai jamais vu les chondriocontes (« mitoplastes ») devenir des plastes (« sphéroplastés »), comme le décrit cet auteur. Il est possible et même probable que, au moment où l'œuf fécondé va germer, il prenne des caractères de cellule génératrice. A ce moment, il peut différencier des chloroplastes. Mais, bien que l'indifférence morphologique du chondriome soit extrême chez les Muscinées, cette différenciation ne paraît jamais avoir lieu avant la fécondation. A cet égard, mes préparations réalisées aux dépens de pieds femelles isolés sont formelles. Il est vrai que, lorsque la fécondation n'est pas réalisée, les chondriosomes se vésiculisent et présentent des aspects faciles à confondre avec des plastes. Mais une étude soigneuse des archégonies plus âgées y fait voir un accroissement et une coalescence progressive de ces renflements, en sorte que les œufs non fécondés ont, en définitive, un cytoplasme dans lequel le protoplasme proprement dit fait presque complètement défaut, mais est remplacé par une substance fuchsinophile irrégulière en forme et en distribution.

Cette fuchsinophilie progressivement croissante de l'œuf non fécondé correspond sans nul doute à l'augmentation

de chromatocité décrite par RICKETT [1923]. Mais cet auteur, faute d'une technique suffisante, ne saisit pas la cause de ce phénomène ni les rapports qu'il a avec l'histoire du chondriome.

Je n'affirme cependant pas, d'une façon absolue, l'absence nécessaire de chloroplastes dans l'œuf des Hépatiques. SCHERRER [1913-1914], dans un travail qui donne une impression de conscience rarement rencontrée ailleurs, en décrit en effet dans l'œuf d'*Anthoceros*. Il est donc possible que les « sphéroplastés » de P.-A. DANGEARD soient des plastés vrais. Ainsi s'expliquerait la formation de l'amidon décrit par GARBER [1904] chez *Ricciocarpus natans* et par CLAPP [1912] chez *Aneura pinguis*. Mais l'insuffisance évidente de ces derniers travaux impose de n'en accepter les résultats qu'avec une grande prudence. Je n'ai, dans tous les cas, jamais trouvé d'amidon dans l'œuf vierge, ni lorsque son chondriome répond au type chondrioconto-mitochondrial, ni lorsque les chondriocontes ont subi un début de vésiculation. Et c'est là une raison de plus qui empêche d'attribuer à ces renflements la valeur de plastés.

Les globules osmiophiles se retrouvent dans l'œuf. Ils y sont plus abondants que dans les cellules voisines, ce qui est sans doute en rapport avec un métabolisme plus actif. J'ignore quel est leur sort au moment où l'œuf germe, et je ne puis par conséquent affirmer de façon absolue qu'ils ne jouent pas ici le rôle de substances de réserves. J'ai cependant noté qu'ils augmentent en nombre et en volume dans les cellules en voie de dégénérescence. Ce n'est certes pas là un fait qui vienne à l'encontre de l'hypothèse énoncée ci-dessus. Il paraît pourtant plus plausible, à cause de cela, de les considérer comme un produit de désintégration sans rôle trophique et qui, dans la cellule vivante, réalise une enclave au moins inutile, que le protoplasme tolère mais n'utilise jamais.

CHAPITRE III.

La spore.

§ I. — HISTORIQUE.

MIRBEL [1832], dans sa monographie de *Marchantia polymorpha*, note le premier la présence de chloroplastes (sphérololes vertes) à l'intérieur des spores (séminules) (1). Les spores, les élatères qui les accompagnent et le sac qui les renferme dérivent d'un globule ovoïde formé de cellules remplies de chloroplastes (2). Ce globule prend naissance dans le ventre de l'archégone, où il se voit par transparence. Il est vert et conservera cette couleur (3).

MOHL [1839] décrit longuement, mais de façon un peu confuse, la sporogenèse d'*Anthoceros lævis*. On peut en retenir ceci. La cellule-mère des spores est d'abord ovoïde et transparente. A l'une de ses extrémités la substance cellulaire paraît se condenser en une masse granuleuse jaune verdâtre en rapport avec le noyau. L'iode colore cette masse et permet de reconnaître qu'elle se prolonge dans le reste de la cellule sous forme d'une couche muqueuse doublant la membrane cellulosique incolore (4).

Cette masse s'accroît et remplit plus de la moitié de la cellule. Les granulations qui la forment se condensent et se répartissent en deux sphérules vertes mal délimitées, noyées dans une masse de mucus qui se continue dans la cellule et y forme un réseau à mailles rondes ou polygonales (5).

Les deux sphérules s'accroissent en même temps que la masse et le réseau muqueux (6). Celui-ci se réduit finalement

(1) P. 416, 426, 427.

(2) P. 382.

(3) P. 381-382.

(4) P. 277.

(5) P. 278-279.

(6) P. 279.

à des cordons rayonnant autour de la masse centrale (1). Les grains présents dans les sphérules s'accroissent considérablement, et l'iode permet de reconnaître que ce sont des grains d'amidon enclos dans la sphérule, qui est creuse et colorée en jaune par le même réactif (2).

Ces deux sphérules se partagent une deuxième fois, donnant quatre sphérules filles peu éloignées l'une de l'autre et toujours enveloppées d'une atmosphère muqueuse incolore. Le noyau est unique et central. C'est alors que la cellule mère des spores, devenue plus grosse et ronde (3), se divise en quatre (4). A ce moment, le noyau est invisible comme s'il s'était résorbé (5), et chaque spore contient une des quatre sphérules fortement colorée par la chlorophylle et remplie de nombreux et gros grains d'amidon. Ceux-ci diminuent bientôt (6) et ont complètement disparu dans la spore définitivement constituée. La sphérule qui les renfermait se reconnaît encore un certain temps et se colore en jaune clair par l'iode ; mais elle semble aussi disparaître, et la spore mûre est alors remplie d'un fluide muqueux et grumeleux mêlé de gouttes d'huile (7).

HOFMEISTER [1851] reprit cette étude chez deux espèces du même genre : *Anthoceros lævis* et *Anthoceros punctatus*. Avant de se diviser, les cellules mères des spores s'arrondissent. Leur contenu est un mucus granuleux renfermant un noyau central cristallin où se voit un nucléole.

Pendant l'accroissement de ces cellules, leur protoplasme se dispose en travées rayonnant autour du noyau, qui est lui-même bientôt entouré d'un amas muqueux, verdâtre chez *Anthoceros lævis*, incolore chez *Anthoceros punctatus*. Cet amas se divise en deux moitiés, qui se situent aux pôles du noyau. Dans chacun de ces amas secondaires, apparaissent deux noyaux (8) qui seraient dus à l'enveloppement de leur substance même par une expansion de la membrane du noyau primaire (9). Ce dernier ne disparaît d'ailleurs

(1) P. 280.

(2) P. 280.

(3) P. 281.

(4) P. 282.

(5) P. 283.

(6) P. 284.

(7) P. 286.

(8) P. 7.

(9) P. 8.

pas (1). Ce sont, au contraire, les noyaux secondaires qui, peu après, sont remplacés par deux masses amorphes de mucus granuleux qui se divisent à nouveau. Les quatre masses ainsi formées s'entourent à leur tour d'une membrane et donnent ainsi quatre noyaux unis par des travées cytoplasmiques aux parois de la cellule. Ces noyaux prennent plus tard une disposition tétraédrique. C'est à ce moment que le noyau primaire, demeuré jusqu'alors inchangé, diffuse et disparaît (2).

Les quelques renseignements donnés par le même auteur à propos d'autres espèces se réduisent à peu de chose. Les spores de *Pellia epiphylla* sont pluricellulaires. Elles renferment des corps chlorophylliens surtout abondants dans la cellule qui donnera la papille germinale (3). Celles de *Radula complanata* renferment aussi de petits chloroplastes (4). Chez *Jungermannia bicuspidata*, par contre, la spore est remplie d'un fluide muqueux trouble, et c'est au moment de la germination que se reconnaissent des corps chlorophylliens abondants (5). Il en est de même enfin chez *Frullania dilatata*, dont les spores ont un contenu jaunâtre et granuleux dans lequel se forment de nombreux corps chlorophylliens (6).

GROENLAND [1854] signale aussi la présence de chlorophylle dans les spores mûres de *Pellia epiphylla* (7) et de *Blasia pusilla* (8). Il note aussi chez cette dernière espèce un noyau (9) qu'il retrouve dans la spore de *Radula complanata* (10).

Quarante ans s'écoulèrent ensuite durant lesquels toutes les recherches ayant pour objet les Mousses furent effectuées du point de vue anatomique et n'apportèrent aucun détail cytologique nouveau.

FARMER [1895a, 1895b] paraît être le premier qui ait appliqué les méthodes modernes à l'étude de la sporogenèse des Hépatiques ; mais, comme on pouvait s'y attendre, il

(1) P. 7.

(2) P. 8.

(3) P. 10.

(4) P. 29.

(5) P. 28.

(6) P. 27.

(7) P. 17.

(8) P. 19.

(9) P. 19.

(10) P. 16.

donne peu de détails dignes d'être retenus. Chez *Fossombronia*, les cellules archesporiales sont grandes, avec un gros noyau ayant rarement plus d'un nucléole (1). Lorsque le noyau va se diviser, deux centrosphères diamétralement opposées apparaissent (2). Autour d'elles se manifestent des fibres rayonnantes (3), que l'on retrouve aux pôles du fuseau (4). Ces centrosphères, présentes avant la méiose, ont alors l'aspect de sphères hyalines à centrosome central (5). Elles ne sont plus reconnaissables dans la spore mûre (6).

Chez *Pellia epiphylla*, on reconnaît également, près du noyau de la cellule-mère, une centrosphère renfermant un minuscule centrosome (7), et chez *Fegatella* des centrosphères analogues apparaissent lorsque la spore germe (8). Mais les radiations, d'abord présentes, s'effacent dès le stade de l'aster, et on ne peut plus ensuite distinguer les centrosphères (9).

En 1899, DAVIS étudia à nouveau la sporogenèse chez *Anthoceros laevis*. Ses résultats, obtenus par des moyens techniques plus perfectionnés, diffèrent en quelques points de ceux que MOHL (dont il ignore le travail) avait précédemment publiés.

Les cellules de l'archesporium sont cubiques. Leur cytoplasme granuleux contient de petites vacuoles, mais pas de chloroplastes. Ce dernier détail paraît étonnant à l'auteur, et il se propose d'en reprendre l'étude (10). Ces chloroplastes réapparaissent dans les cellules mères des spores. Ils sont réduits d'abord à une masse de protoplasme un peu plus dense que le reste de la cellule (11), dont on peut à peine la distinguer (12). La première certitude que l'on a de leur existence est due à l'apparition dans leur masse de grains d'amidon donnant aux chloroplastes une structure « en rayon de miel ».

Sitôt différenciés, ces chloroplastes deviennent très apparents (13), puis se divisent à deux reprises. Les quatre chloro-

(1) [1895b], p. 470.

(2) *Ibid.*, p. 470.

(3) *Ibid.*, p. 471.

(4) *Ibid.*, p. 472.

(5) *Ibid.*, p. 474.

(6) *Ibid.*, p. 480.

(7) *Ibid.*, p. 485.

(8) *Ibid.*, p. 495.

(9) *Ibid.*, p. 497.

(10) P. 91.

(11) P. 91.

(12) P. 92.

(13) P. 92.

plastides fils ont alors perdu la structure cellulaire décrite ci-dessus. Ce sont des vésicules dans lesquelles les grains d'amidon, toujours présents, ne sont plus isolés par des travées protoplasmiques (1).

Aucune centrosphère n'est présente aux pôles du fuseau (2). Quelques grains sont quelquefois situés dans ses environs, mais ce ne sont pas des centrosomes. Le protoplasme, très dense au niveau des pôles, ne contient ni granules ni vacuoles (3).

BOLLETER [1905] décrit chez *Fegatella conica* des sporogonies pleines d'un protoplasme granuleux. Les élatères renferment une grande quantité de grains d'amidon; sans doute ont-elles un rôle nourricier (4). Les sporogonies sur le point de se diviser renferment des corpuscules périphériques (5) qui disparaissent au moment de la division, tandis qu'apparaissent des grains plus fins (6). Le nucléole disparaît en se fragmentant au moment où les chromosomes apparaissent (7). Les spores mûres sont verdâtres au moment de leur mise en liberté (8).

LEWIS [1906], chez *Riccia natans*, note que les cellules entourant le tissu sporogène sont abondamment pourvues de substances nutritives. Elles fournissent ainsi aux spores des conditions favorables de croissance (9). Chez *Riccia crystallina*, les sporogonies ont un cytoplasme réticulaire présentant des granules aux points d'intersection des travées. Arrivées à leur plein développement, elles contiennent beaucoup d'huile (10). Leur noyau est sans nucléole (11), et, au moment des cinèses, il n'y a ni centrosomes ni centrosphères aux pôles du fuseau (12).

La spore contient beaucoup d'huile soluble dans le chloroforme et un petit noyau (13).

CLAPP [1912] signale des plastides amylières dans les cellules de l'élatérophore et dans les élatères. Elle ne décrit dans la cellule mère des spores qu'un gros noyau (14), mais

(1) P. 94.

(2) P. 99.

(3) P. 100.

(4) P. 363.

(5) P. 364.

(6) P. 365.

(7) P. 364.

(8) P. 371, 376.

(9) P. 720.

(10) P. 122.

(11) P. 123.

(12) P. 122.

(13) P. 124.

(14) P. 185.

indique à nouveau des chloroplastides dans la spore mûre (1).

Les travaux de BLACK, de GRAHAM et de SCHERRER parurent presque en même temps vers la fin de l'année 1913.

BLACK [1913], dans la sporogonie de *Ricciocarpus natans*, note un cytoplasme finement réticulaire contenant des granules délicats et des globules noirs surtout visibles autour du noyau (2). Elle ne reconnaît de centrioles à aucun stade de la division méiotique (3). Le cytoplasme de la spore est peu abondant et surtout rempli de réserves huileuses.

GRAHAM [1913] reconnaît chez *Pressia commutata* des plastides situés dans le cytoplasme écumeux de la cellule mère des pores (4). Il n'y a pas de centrosome, même au moment de la mitose réductionnelle, et aucune masse de chromatine ne sort du noyau (5).

SCHERRER [1913], chez *Anthoceros Husnoti*, voit dans toutes les cellules du sporophyte jeune un gros chromatophore incurvé autour du noyau et accompagné de chondriosomes. Il retrouve ces chromatophores dans les cellules de l'archesporium, où ils gardent la même forme, et dans les cellules mères des spores, où ils ont la forme de disques plats. Ces cellules présentent en outre des chondriocontes (6). Au moment de la formation des tétrades, apparaissent des grains de grand diamètre et des anneaux se colorant comme les chondriosomes. L'auteur estime peu intéressante la question de savoir si ce sont là des corps mitochondriaux ou si leur valeur est différente (7).

GRUN [1914] donne quelques menus détails sur la sporogénèse de *Treubia insignis*. Les cellules de l'archesporium sont de dimensions considérables et contiennent généralement deux nucléoles. L'auteur n'a vu de centriole à aucun stade (8). La spore mûre est sphérique et remplie d'un cytoplasme dense contenant un gros noyau (9).

La même année, SCHERRER [1914] reprend sa note préliminaire de 1913 et la refond dans un travail d'ensemble où sont confrontées et discutées les opinions diverses émises

(1) P. 185, 188.

(2) P. 519.

(3) P. 520.

(4) P. 671.

(5) P. 676.

(6) P. 498.

(7) P. 498.

(8) P. 370.

(9) P. 375.

sur le même sujet; mais il n'ajoute que peu de chose aux faits exposés l'année précédente. Les cellules de l'embryon sont peu vacuolisées. Elles renferment des chondriosomes et un chromatophore formant une calotte coiffant le noyau. Plus tard, la columelle se différencie avec des chromatophores allongés, tandis que ceux des cellules de l'archesporium sont toujours incurvés autour du noyau (1). Les cellules initiales sporogènes renferment en outre des mitochondries, mais elles sont rares. Au contraire, les cellules mères des spores renferment des chondriocontes nombreux et des vacuoles souvent réunis en une grande cavité centrale rejetant latéralement le chromatophore et le noyau (2). Dans aucun cas, il n'y a formation de chromatophore aux dépens de chondriosomes.

La cellule mère des spores grossit. Son chromatophore se divise en deux, puis en quatre. A ce moment, elle a atteint sa grosseur définitive et ne renferme plus aucun chondrioconte.

Dans la spore formée, on voit à la surface du chromatophore des corpuscules de valeur imprécise qui deviennent de plus en plus gros. Il est, à cause de cela, difficile et même impossible de suivre le destin du chromatophore (3).

Les chromatophores se décolorent quelquefois déjà lors de la formation des quatre chromatophores fils, et toujours lors de la formation de la spore. L'amidon disparaît dans les chromatophores lorsque la spore mûrit (4).

§ II. — RECHERCHES PERSONNELLES.

L'étude des spores des Hépatiques est celle qui m'a valu les plus nombreux échecs. FARMER, qui les étudia le premier par les procédés cytologiques modernes, note lui aussi la contraction constante qu'elles subissent dans le fixateur (5). En fait, soit que je n'ai pas usé d'une technique appropriée, soit que le matériel ne s'y prête pas, l'insuccès a été la règle.

(1) P. 20.

(2) P. 21.

(3) P. 23.

(4) P. 23.

(5) [1895a], p. 364.

Deux espèces seulement m'ont fourni des préparations acceptables : *Pellia Fabroniana* et *Anthoceros lævis*. Encore les résultats que j'ai obtenus sont-ils fragmentaires et, pour cette dernière espèce surtout, insuffisants. Comme on le verra tout à l'heure, le plastome des *Anthoceros* ne répond en rien à ce que nous avons vu jusqu'à présent, et il aurait été sans doute indiqué d'en présenter à part l'étude, ce que je n'aurais pas manqué de faire si j'avais pu réunir des documents assez nombreux. J'espère, malgré la difficulté où je me trouve de me procurer du matériel (1), consacrer à ce genre aberrant une étude spéciale. Pour l'instant, je les réunis aux Hépatiques décrites dans les précédents chapitres de ce travail.

1. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de REGAUD). — *Pellia Fabroniana* (fig. IX et Pl. XI, fig. 11, 12, 14, 15). — Les premiers stades de l'embryogenèse ne me sont pas connus; il m'est donc impossible de décrire le mode d'apparition des chloroplastes dans le sporophyte. Sans doute se différencient-ils aux dépens des chondriocotes présents dans l'œuf, mais je ne puis l'affirmer de façon absolue.

L'œuf, après avoir été fécondé, se segmente et donne un massif cellulaire. Ce massif, délicat, demeure inclus dans l'archégone, qui s'accroît synchroniquement et réalise ainsi une protection efficace durant les premiers stades de l'embryogenèse. C'est sans doute à ce rôle protecteur nécessaire que les parois de l'archégone doivent de s'épaissir. Originellement réduites à une seule assise cellulaire, elles en comportent au moins deux lorsque l'embryon est différencié (fig. IX).

Ces deux assises ne sont pas cytologiquement identiques. Toutes les deux renferment, il est vrai, des chloroplastes amyli-fères abondants et un noyau latéralement déjeté par de grosses vacuoles. Mais les cellules de l'assise superficielle (Pl. XI, fig. 12) se distinguent nettement des autres par une affinité plus marquée pour le vert de méthyle. La masse colorée par ce réactif n'est pas le protoplasme. Ce dernier est facile à recon-

(1) Celui que j'étudie ici m'a été obligeamment envoyé par M. le professeur L. EMBERGER, de Rabat. Je suis particulièrement heureux de l'en remercier.

naître, sinon par sa coloration, du moins par les chloroplastes qu'il renferme. Il est pariétal et périnucléaire. C'est à l'intérieur du sac protoplasmique ainsi formé que le vert de méthyle colore une substance qui est, de toute évidence, un composé phénolique intravacuolaire. Mais cette substance ne remplit

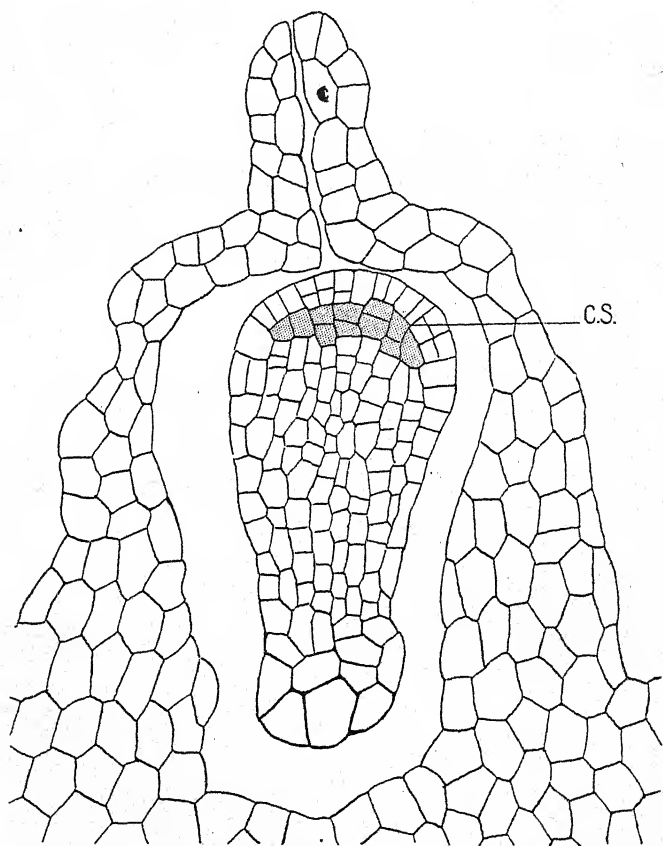


Fig. 1X. — *Pellia Fabroniana*. — Sporophyte jeune encore, inclus dans l'archégone, où il a pris naissance. — CS, calotte sporogène.

pas exactement la cavité creusée dans le protoplasme, et on distingue dans son sein une — rarement plusieurs — aire incolore et régulièrement arrondie. Il est possible que la substance vacuolaire précipitée demeure, comme cela arrive souvent, périphérique par rapport à la vacuole qui la contient. Mais il faut, dans tous les cas, noter la similitude d'aspect qui existe entre une pareille structure et celle que MANGENOT

[1927] a observée chez *Monotropa hypopitys* (fig. X) parmi d'autres espèces. Je n'ai malheureusement pas eu le loisir d'étudier sur cet ensemble vacuolaire l'action du rouge neutre et de l'acide osmique. Je ne puis donc affirmer une similitude absolue entre la région colorée par le vert de méthyle dans les cellules que j'ai étudiées et la lignée vacuolaire érythrophile décrite par MANGENOT. Quoi qu'il en soit, l'œuf évolue à

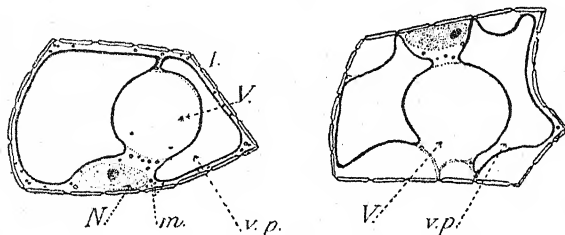


Fig. X. — Cellules épidermiques de la partie supérieure de la tige fleurie de *Monotropa hypopitys* (d'après MANGENOT [1927], fig. 1 et 3). — N, noyau ; m, microsomes ; v. p., vacuoles à composés phénoliques ; V, autres vacuoles.

L'intérieur de l'archégone ainsi constitué pour donner le sporophyte. Ce dernier présente de très bonne heure les deux régions décrites chez les Mousses sous les noms de placenta et de sporogone. Il a alors un aspect approximativement piriforme (fig. IX). Son extrémité renflée, destinée à donner le sporange, est tournée vers le haut, tandis que son extrémité rétrécie plonge dans les tissus du gamétophyte, où elle se renfle légèrement en un placenta hémisphérique. Ce placenta est formé de grosses cellules. Il se continue vers le sporange, sans marquer une solution précise de continuité.

L'archesporium se différencie très tard. Il est déjà parfaitement distinct lorsque le sporophyte est encore inclus tout entier dans l'archégone distendu. Il est constitué par une assise cellulaire doublant l'assise superficielle ou épidermique. Ces deux assises forment deux calottes à peu près hémisphériques et emboîtées l'une dans l'autre. Elles s'accroissent assez rapidement en épaisseur par un clivage tangentiel de leurs cellules.

A ce stade (fig. IX), le tissu sporogène apparaît très nettement même aux plus faibles grossissements. Il est sensible-

ment plus dense que ceux qui l'entourent, et ce caractère se traduit, dans une étude cytologique attentive, par un vacuome réduit. Les cellules qui le forment (Pl. XI, fig. 14) ont une section régulièrement rectangulaire. Leur protoplasme est parsemé de vacuoles à peu près isodiamétriques, petites et également réparties. Le chondriome est uniquement constitué par des mitochondries granuleuses situées entre les vacuoles, et, plus communément, aux nœuds du réseau formé par les travées protoplasmiques intervacuolaires.

La genèse de ces mitochondries n'a pas été suivie. Elles peuvent dériver du chondriome présent dans l'œuf par filiation directe. Elles peuvent aussi résulter de la régression des chloroplastes déjà différenciés dans les premiers moments de l'embryogenèse. Ce n'est d'ailleurs là qu'un détail secondaire si l'on admet l'idée, imposée par les faits, d'un chondriome essentiellement unitaire chez les Muscinées.

Le noyau est central et relativement gros. Son nucléole est irrégulier et mûriforme sur la préparation que j'ai dessinée. Je dois noter à son sujet que le nucléole ainsi défini n'était pas visible après une première coloration effectuée selon la méthode ordinaire. La préparation ayant pâli, j'ai dû la recolorer. C'est cette deuxième coloration qui a révélé dans le noyau le nucléole irrégulier que je viens d'y décrire.

Les cellules de l'assise superficielle (Pl. XI, fig. 15) sont peu différentes, ce qui n'est pas étonnant si l'on songe à leur origine commune. Le noyau répond à ce que je viens de décrire. La seule différence à noter est dans son nucléole, qui est ici simplement lobé. Le protoplasme est encore ici creusé de vacuoles irrégulières. Mais, à côté de mitochondries granuleuses analogues à celles que j'ai notées dans les cellules sporogènes, se trouvent quelques chloroplastes petits à vrai dire et non amyliifères, mais parfaitement nets.

Cette évolution vers le type adulte s'accroît encore chez les cellules profondes du sporophyte (Pl. XI, fig. 11), ce qui s'explique aisément par le fait qu'elles doivent se diviser moins activement que les autres. Le rapport nucléo-protoplasmique y est sensiblement réduit, et les vacuoles y sont à la fois moins nombreuses et plus grandes. Les travées

protoplasmiques y sont cependant aussi minces, et c'est là un symptôme de vieillissement cellulaire corroboré, d'autre part, par la présence de chloroplastes bien développés. Ces derniers sont fusiformes, de dimensions régulières, et ne renferment jamais d'amidon. Ils sont accompagnés de quelques mitochondries relativement peu abondantes, mais isodiamétriques et en tous points analogues à celles que j'ai décrites dans les autres régions du même organe.

Anthoceros lævis. — Comme je l'ai indiqué ci-dessus, le plastome des Anthocérotes répond à un type aberrant. Le « chloroplaste unique » décrit par les auteurs classiques n'est pas morphologiquement comparable aux chloroplastes présents chez les autres Muscinées. C'est un complexe fusiforme, tordu sur son axe et présentant une masse centrale de chromatocité différente. Il m'a été malheureusement impossible de suivre en détail son évolution au cours de la sporogénèse. Ce que je puis néanmoins affirmer, c'est que, s'il existe dans la spore jeune, il n'y présente plus l'aspect fusiforme spiralé qui le caractérise dans les cellules végétatives. Or, ce dernier aspect n'est pas particulier à l'*Anthoceros*, et je l'ai en particulier retrouvé dans les cellules pariétales de l'antheridie de *Fegatella conica*. Il semble répondre, dans un cas comme dans l'autre, à un type de plastome plus évolué caractérisé par un groupement de chloroplastes en une masse unique peut-être analogue au chromatophore de certaines Algues. Ce groupement qui, chez *Fegatella*, se retrouve uniquement dans des cellules appartenant à un organe très spécial, paraît être présent dans toutes les cellules du thalle d'*Anthoceros*. Mais il ne paraît pas douteux qu'il puisse, même dans ce dernier cas, régresser vers un plastome dissocié et offrir durant certaines périodes critiques un aspect normal correspondant aux types rencontrés ailleurs.

2. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de CHAMPY). — *Pellia Fabroniana*. — L'examen des préparations obtenues par cette méthode révèle des faits analogues à ceux que j'ai décrits à propos du même matériel fixé par le liquide de REGAUD.

Les parois de l'archégone sont sensiblement épaissies.

On y reconnaît au moins deux assises de cellules renfermant toutes des chloroplastes amyliifères régulièrement fusiformes. Ces chloroplastes sont accompagnés de grains fuchsinophiles et de grains osmiophiles à peu près isodiamétriques, et dont les faibles dimensions ne permettent pas toujours un départ exact. Cependant, leur coexistence n'est pas douteuse, même lorsqu'elle n'est pas absolument évidente. La présence des premiers est en effet déjà démontrée dans les préparations obtenues par la méthode de REGAUD. Quant aux seconds, l'examen de coupes non colorées permet d'affirmer leur existence de façon indiscutable.

Ces éléments osmiophiles ne sont pas les seuls que renferme la cellule. On y reconnaît aussi, à côté d'eux, les oléocorps présents dans toutes les cellules du thalle. Ces derniers sont ellipsoïdaux et un peu plus gros que les chloroplastes.

Aucune différence notable ne se manifeste entre les cellules de l'assise superficielle et les cellules sous-jacentes. Les vacuoles à composés phénoliques si nettement indiquées dans les préparations fixées au REGAUD ne se distinguent pas nettement des autres. Cependant, dans certaines cellules épidermiques, on peut noter la présence de quelques masses irrégulières, approximativement sphériques et colorées en gris par l'acide osmique. Ces masses, généralement entourées d'une zone transparente, paraissent isolées dans des cavités intraprotoplasmiques. Elles correspondent peut-être aux substances vacuolaires précipitées.

Je ne puis ajouter que peu de détails à ceux que j'ai déjà fournis sur le sporogone. Les trois régions décrites s'y retrouvent avec les caractères cytologiques indiqués. Les cellules archesporiales ont un cytoplasme dense, à vacuoles petites et sans chloroplastes. Les cellules pariétales offrent à considérer des vacuoles plus grandes et des chloroplastes fort nets, quoique petits. Les cellules profondes sont très vacuolisées, et leurs chloroplastes répondent au type adulte.

Aucune de ces cellules ne renferme d'oléocorps proprement dits, analogues à ceux qui sont présents dans les cellules du thalle. Mais les grains osmiophiles sphériques y sont abondants. Ils sont irréguliers en diamètre et quelquefois

assez volumineux dans les cellules pariétales et profondes. On les retrouve avec les mêmes caractères cytochimiques dans les cellules sporogènes, où, cependant, ils sont beaucoup moins nombreux et de dimensions minimales.

Dans toutes ces cellules, le noyau est central et arrondi. Il renferme un nucléole unique, toujours nettement coloré et sphérique. Aussi peut-on présumer que l'aspect mûriforme ou lobé décrit dans les préparations précédentes est un artefact, dû peut-être aux manipulations nécessitées par la deuxième coloration.

Anthoceros lævis. — Comme chez toutes les Hépatiques, les grains osmiophiles correspondant à des structures oléorésineuses sont présents partout. On les retrouve dans les sporogonies sous un aspect poussiéreux. Ils y sont en effet petits, nombreux, isodiamétriques et également répartis dans le cytoplasme. Ils confluent ensuite et augmentent de volume en diminuant de nombre, en sorte que la spore mûre présente un matériel osmiophile assez abondant réparti en gouttelettes irrégulières souvent relativement grosses.

§ III. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Les stades extrêmes de la sporogenèse m'ayant fait défaut, il m'est impossible de préciser le mode de formation de l'archesporium. Il paraît probable qu'il se détache par clivage de l'assise superficielle de l'embryon, mais la structure cyto-logique de cette assise ne m'étant pas connue à ce moment, je ne puis me prononcer pour ou contre la présence des chloroplastes dans les initiales sporogènes. Il est possible qu'ils y soient présents, et ainsi se vérifierait l'assertion émise par SCHERRER [1913, 1914] à propos d'*Anthoceros*. Mais il est également possible qu'ils en soient absents comme le notait, non sans un certain étonnement, DAVIS [1899].

Si SCHERRER n'avait pas décrit des chloroplastes persistant durant toute l'évolution du tissu sporogène, on pourrait supposer que le stade envisagé par DAVIS est quelque peu postérieur à la différenciation de l'assise archesporiale. Et en fait, mes propres observations, quoique incomplètes,

me font pencher pour cette explication. En effet, quelle que soit d'ailleurs la structure des initiales sporogènes, un moment vient où les chloroplastes sont absents des cellules qui en dérivent. Ce n'est pas là un fait nouveau. Dès 1839, MOHL décrivait chez *Anthoceros laevis* des sporocytes transparents. HOFMEISTER [1851] reconnut, lui aussi, dans ces cellules, un mucus granuleux et, chez *Jungermannia bicuspidata* et *Frullania dilatata*, la spore mûre elle-même ne développe ses chloroplastes qu'au moment de la germination. J'ai déjà noté l'indication donnée par DAVIS [1899]. Elle est corroborée par les observations de BOLLETER [1905], qui note simplement dans les sporocytes de *Fegatella conica* un protoplasme granuleux.

Le cas décrit par SCHERRER fait donc figure d'exception parmi tous les autres, et c'est une raison de plus pour tenter d'élucider cette anomalie. Les faits que j'apporte, bien qu'incomplets, montrent du moins qu'on ne peut décrire dans le tissu sporogène d'*Anthoceros* des chloroplastes analogues à ceux que l'on retrouve dans le thalle. Je ne puis encore être affirmatif en ce qui regarde leur régression à ce niveau.

Il est, par contre, certain que les autres Hépatiques se comportent comme les Mousses. Leur tissu sporogène renferme un chondriome granuleux absolument homogène se transmettant de cellule à cellule jusqu'à la spore et pouvant partiellement se différencier en chloroplaste de façon plus ou moins précoce. Ainsi s'expliquent sans doute les observations divergentes des auteurs précités, les uns (HOFMEISTER [1851, p. p.]) décrivant l'apparition de la chlorophylle lors de la germination de la spore, d'autres (HOFMEISTER [1851, p. p.], GROENLAND [1854], CLAPP [1912]) la retrouvant dès après la méiose, d'autres encore (DAVIS [1899], GRAHAM [1913]) la signalant déjà dans les sporocytes.

Peut-être l'observation de SCHERRER [1913-1914] n'est-elle qu'un cas particulier de ce processus correspondant à une différenciation plus précoce du plastome chlorophyllien.

Les corps gras déjà décrits dans la spore par LEWIS [1906] et par BLACK [1913] se retrouvent en réalité dans toutes les

cellules du sporocyte. Ils évoluent dans le tissu sporogène selon un processus analogue à celui que j'ai décrit chez les Mousses. Ce fait, joint à l'absence dans le sporophyte de cellules à oléocorps semblables à celles qui sont présentes dans le gamétophyte, suggère l'idée que les corps gras du tissu sporogène ne sont pas identiques aux oléorésines constituant les oléocorps. Si ces derniers sont des excréta ou, à tout le moins, des enclaves inutiles, les premiers, se développant comme chez les Mousses et occupant dans la spore une place prépondérante, y jouent peut-être le rôle de substances de réserve. Il est dans tous les cas impossible de rien affirmer tant qu'une étude cytochimique précise de ces corps n'aura pas été réalisée.

Je n'ai pu obtenir de préparations favorables à l'étude de la caryocinèse. Je dois donc me contenter de rappeler ici l'observation succincte de BOLLETER [1905] et de noter que la fragmentation et la disparition du nucléole qu'il décrit au moment où les chromosomes se forment correspondent peut-être à un processus cinétique analogue à celui que j'ai mis en évidence chez les Mousses.

CINQUIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

On ne trouvera ici rien d'autre qu'un résumé systématique et une synthèse des faits. Les quelques idées qui s'en dégagent n'ont de valeur que dans la mesure où elles s'appliquent à ces faits eux-mêmes, et je connais trop bien l'étroitesse relative de ce travail pour vouloir en tirer des conclusions dogmatiques. En fait, peu de recherches peuvent prétendre à un tel résultat. Ce n'est pas lui que j'ai désiré atteindre. Aussi me suis-je gardé d'attribuer aucun caractère définitif et général aux remarques qui suivent. Peut-être peuvent-elles s'étendre au delà des limites que je leur ai assignées ; il ne m'appartient pas de l'affirmer. Dans tous les cas, étant déduites d'observations réalisées chez les Bryophytes, elles ne sauraient être appliquées sans modifications aux autres groupes. Mais, ces réserves faites, je les crois suffisamment fondées et légitimes pour être retenues, du moins tant qu'aucun fait nouveau ne sera venu contredire ceux que j'ai exposés.

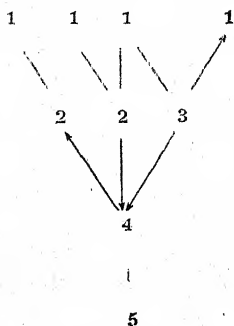
§ I. — CHONDRIOME.

Les éléments constitutifs du chondriome des Muscinées se présentent sous des formes diverses, mais assez exactement définies, et que l'on peut pratiquement réduire à cinq :

1. Chloroplaste adulte amylofère ou amylochloroplaste ;
2. Chloroplaste jeune non amylofère ou chloroplaste s. s. ;
3. Chondrioconte ;
4. Mitochondrie ;
5. Corps mitochondrial.

Ces cinq éléments, d'importance inégale, réalisent les aspects morphologiques successifs d'une même catégorie

d'organites. Il y a passage des uns aux autres et interdépendance absolue. Le schéma évolutif le plus complet est fourni par la spermatogenèse. L'initiale anthéridienne renferme en effet des amylochloroplastes (forme 1) se réduisant à la forme 2 lorsque cette initiale fonctionne comme génératrice. Puis, dans les initiales spermatogènes, ces plastes s'étirent en chondriocotes (forme 3). Ceux-ci se fragmentent (1) en mitochondries (forme 4) persistant durant toute l'évolution du tissu spermatogène et se condensant dans la spermatide en un corps mitochondrial (forme 5). Mais cette évolution totale est rare; de plus, dans le cas de la spermatogenèse, elle est unilatérale, alors qu'en réalité elle peut tout aussi bien se faire dans un sens que dans l'autre. Le schéma suivant résume ces diverses possibilités :



On peut y reconnaître que la forme 1 évolue *de* et *vers* les formes 2 ou 3. Ces deux formes régressent vers la forme 4, qui, à son tour, peut donner la forme 2 ou la forme 5.

Ce schéma met en outre en évidence deux particularités intéressantes à noter. D'abord, le retour vers la forme amylo-chloroplastique se fait avec d'autant plus de facilité que la régression a été moins complète. Aussi peut-on supposer qu'un chondriome évoluant du type II (formes 2 et 4) ou III (formes 3 et 4) vers le type I (formes 1 et 4) différenciera ses chloroplastes adultes à partir des formes 2 ou 3, bien que la forme 4 soit incontestablement capable, elle aussi, de se transformer dans le même sens. Ce détail permet d'admettre, chez les végétaux plus évolués, la présence de deux lignées constamment parallèles et indépendantes correspondant aux catégories mitochondriales « actives » et « inactives » décrites par GUILLIERMOND et ses collaborateurs. Il est en effet

(1) A ce moment, la forme *chondriomite* est réalisée. Mais elle est accidentelle et n'a pas, en fait, d'existence propre. Aussi n'ai-je pas considéré le chondriomite comme l'un des éléments permanents du chondriome et n'en ai-je tenu aucun compte dans leur énumération.

possible, comme je l'ai déjà indiqué [1927], qu'une évolution plus marquée dans le sens autotrophe entraîne une différenciation héréditairement transmise de la portion photosynthétique du chondriome, les chondriosomes ainsi spécialisés gardant, malgré leur régression morphologique très poussée, une aptitude spéciale à reformer des plastes. Une étude d'ensemble permettrait peut-être de l'affirmer formellement. Mais il est certain que, chez les Muscinées, cette dualité du chondriome n'est pas réalisée dans de nombreux tissus.

Une deuxième particularité que le même schéma permet de noter est le peu d'importance de la forme 3. Le chondrioconte n'est qu'un stade de régression intermédiaire intercalé sur le trajet 1-4, dont le schéma normal semble être :

Plaste → chondrioconte → chondriomite → mitochondrie, ou, du moins, la forme chondriomite étant si brève qu'on peut la considérer comme inexistante :

Plaste → chondrioconte → mitochondrie.

Mais ce processus (1.3.4) peut être, nous le savons, remplacé par le processus accéléré (1.2.4) :

Plaste → mitochondrie.

C'est là une preuve, et non des moindres, de l'insignifiance fonctionnelle de la forme 3. Elle est d'ailleurs corroborée par le fait suivant : quel que soit le processus régressif, la progression compensatrice, lorsqu'il est possible de la reconnaître avec certitude, est toujours du type (4.2.1).

Il est sans doute inutile d'énumérer ici les divers tissus où se trouve répartie chacune des cinq formes. Il faut cependant noter que les mitochondries (forme 4) sont présentes dans toutes les cellules, ce qui conduit à leur attribuer un rôle physiologique important. Ce rôle est vraisemblablement un rôle trophique, comme le laisse supposer l'abondance de cette forme dans les cellules de l'assise absorbante du placenta. Remarquons enfin que la forme 5 est uniquement réalisée au cours de la spermatogenèse. Elle ne paraît pas constituer un terme extrême de différenciation. Il semble plutôt qu'elle est le résultat d'une évolution spécifique en

rapport avec la structure de l'élément mâle. Son destin pendant la fécondation ne m'est pas connu.

Cet exposé rapide des diverses formes chondriosomiennes permet d'envisager maintenant le chondriome total de la cellule. Il se présente, lui aussi, sous cinq aspects différents correspondant aux cinq formes d'évolution des plastes :

- I. — Formes 1 et 4.
- II. — Formes 2 et 4.
- III. — Formes 3 et 4.
- IV. — Forme 4.
- V. — Forme 5.

Le type I correspond au schéma normal du chondriome végétal autotrophe adulte. Il se retrouve dans les cellules ayant depuis longtemps cessé de se diviser et dont le rôle trophique s'est nettement affirmé. Il est caractérisé par la présence côte à côte de chloroplastes amylofères et de mitochondries. Cependant on peut aussi, dans certains cas, y reconnaître quelques bâtonnets relativement courts. Rien ne s'oppose à ce qu'on considère ces derniers comme de vrais chondriocontes analogues à ceux que nous retrouverons dans le type III. L'étroite parenté qui unit ces diverses formes permet de considérer cette hypothèse comme vraisemblable. Pourtant, dans le cas présent, les bâtonnets en question sont généralement inclus dans d'étroites travées protoplasmiques, et on les interprète plus volontiers comme des figures de chondriodièrese ou comme des pseudochondriocontes résultant du rapprochement passif de mitochondries préexistantes.

Le type II comprend encore des mitochondries et des plastes, mais ceux-ci sont petits et ne renferment pas d'amidon. De plus, on retrouve, entre le plastome et le chondriome s. s., toute une série de termes de passage correspondant à une différenciation constante des chloroplastes à partir des mitochondries ou à une division plus rapide de ces chloroplastes, entraînant un accroissement de leur nombre non compensé par un accroissement concomitant de substance.

Le type III est réalisé dans tous les cas où le plaste régressé se présente sous la forme 3. Il est très voisin du type II, qui

n'en diffère que par une fragmentation immédiate des chloroplastes, sans allongement préalable. L'un et l'autre peuvent être considérés comme intermédiaires entre le type I et le type IV, mais le type III répond à une évolution normale ou, du moins, ralentie, tandis que le type II réalise une évolution condensée ou, si l'on veut, tachygénétique. Ce type III se rencontre dans les cellules spermatogènes, où il marque un stade, d'ailleurs très bref, de la régression du chondriome. Dans ce cas, la différenciation se poursuit dans un sens irréductible. Au contraire, dans la cellule génératrice de l'axe, la régression des chloroplastes ne dépasse pas cette forme, et l'évolution inverse rétablit rapidement le type I.

Le type IV est constitué par des mitochondries granuleuses toutes semblables. Cette homogénéité du chondriome est déjà une indication de son unité ; mais elle n'en est pas une preuve suffisante. On sait, en effet, depuis longtemps que les plastes peuvent régresser jusqu'à se confondre avec les chondriosomes. EMBERGER [1921] s'avoue incapable de reconnaître, dans les cellules spermatogènes de Fougères, les chloroplastes dont il admet cependant l'existence (1). MANGENOT [1922] admet qu'à certaines phases du développement des Algues les plastes et les chondriosomes sont identiques, au double point de vue morphologique et histo-chimique (2). GUILLIERMOND [1924] note à nouveau que, dans les méristèmes, les chloroplastes se confondent absolument avec les chondriosomes (3). WAGNER [1927], d'après ses propres observations et celles, inédites, de DOUZE-KRIAT-CHENKO, reconnaît que les grains de pollen renferment à certains stades un chondriome granuleux homogène (4).

Mais, malgré la ressemblance évidente qui se manifeste à certaines périodes entre le plastome et le chondriome, il est toujours possible de plaider l'indépendance de ces deux séries d'éléments. Rien n'empêche d'admettre que, essentiellement différents et constamment distincts, ils manifestent, à un moment donné, une convergence morphologique qui peut les faire confondre.

(1) P. 58.

(2) P. 256.

(3) P. 118 et *passim*.

(4) P. 21, 23, 27, etc.

Or, la présence chez les Muscinées d'un corps mitochondrial répondant au type V apporte à ce problème une solution indiscutable. Car, si l'on peut, à la rigueur, admettre dans le chondriome du tissu spermatogène la persistance simultanée des deux lignées mitochondriales active et inactive (surtout si l'on donne de ces deux lignées une définition morphologique identique), leur fusionnement total en un corps homogène contredit formellement une telle opinion.

Chez les Mousses, il est vrai, une seule région de ce corps devient amylogène, et on pourrait prétendre que les mitochondries « actives » se groupent précisément à ce niveau. Mais la spermatogenèse des Hépatiques infirme catégoriquement une telle hypothèse. Le corps mitochondrial y est en effet *totale*ment amylogène, ce qui ne peut s'expliquer que par l'identité absolue des éléments dont il dérive. Comme il paraît difficile d'admettre une disparition totale de la lignée inactive au cours de la spermatogenèse, il faut bien conclure que les plastes et les mitochondries présents dans les initiales spermatogènes réalisent, en fin d'évolution, un ensemble tout à fait homogène d'éléments, non seulement morphologiquement, mais encore physiologiquement identiques.

Il reste enfin à préciser de quelle façon les cinq types décrits s'enchaînent les uns aux autres.

Dans le sens de la régression, le type I passe fréquemment au type II (anthéridie, paraphyse, etc.), moins souvent au type III (spermatogenèse, ovogenèse). Ces deux types II et III ont pour aboutissement normal le type IV, qui, lui-même dans le cas de la spermatide, continue son évolution vers le type V.

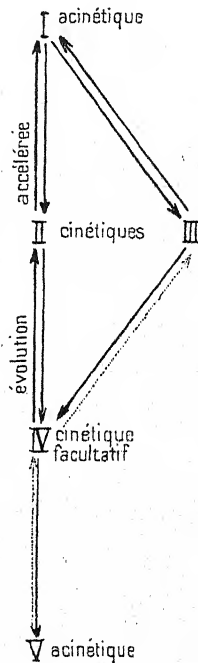
Dans le sens de la progression, ce type V évolue peut-être dans l'œuf fécondé vers un type supérieur. Il m'est malheureusement impossible de l'affirmer, car l'instant précis de la fécondation m'a constamment échappé. Il est dans tous les cas certain que le type IV évolue vers le type II (spore), et le type II vers le type I (axe, phyllidie, paroi de l'anthéridie, etc.). Mais je n'ai jamais retrouvé de progression répondant au schéma IV-III. C'est là un fait à retenir. Il appuie cette idée que le chondrioconte n'est pas une forme

essentielle du chondriome. Il peut, il est vrai, se situer éventuellement entre la forme 1 et la forme 4, et il paraît alors réaliser une déformation plus ou moins temporaire de la forme 1. Mais, lorsque la mitochondrie évolue vers le plaste, c'est toujours directement, selon le mode 4.2.1. D'ailleurs, lorsque la régression s'arrête au type III, la progression compensatrice se fait normalement par passage inverse de la forme 3 à la forme 1.

Ces diverses relations sont résumées dans le schéma ci-contre. Les traits pointillés y indiquent les relations qui n'ont jamais été observées et dont l'existence est douteuse.

En outre, ce même schéma permet de systématiser la position cytologique de ces divers types. Les types extrêmes I et V ne se rencontrent que dans des cellules au repos. Aussi les ai-je groupés sous le nom de types *acinétiques*. Les types II et III sont au contraire des types *cinétiques* constamment représentés dans des cellules en voie de division. Le fait que le type II se retrouve dans la spore et le type III dans l'œuf n'est pas en contradiction avec cette façon d'envisager les choses. En effet, la spore comme l'œuf ne sont pas des cellules définitivement quiescentes. Leur destinée en fait au contraire le type des cellules initiales génératrices, et si, pour des raisons faciles à concevoir, leur activité est momentanément suspendue, elles n'en gardent pas moins une structure morphologique en rapport avec la fonction qu'elles auront à remplir. Enfin, le type IV fréquent dans les cellules soumises à des cloisonnements répétés (tissus spermatogène et sporogène) se retrouve cependant dans certaines cellules au repos. Aussi lui ai-je donné le nom de *cinétique facultatif*.

Ces termes n'ont d'ailleurs qu'une valeur descriptive. Ils traduisent un fait. Je n'ai jamais désiré leur faire signifier autre chose. Il me paraît même dangereux pour l'instant



d'admettre, comme EMBERGER [1927] le demande, une relation de cause à effet entre l'activité cinétique de la cellule et la régression de son plastome (1). Que les deux faits soient concomitants, rien de plus juste, et LUBIMENKO [1926], dont EMBERGER, malgré une bibliographie chargée, paraît ignorer les travaux, a déjà noté une sorte d'opposition dans le développement réciproque de ces deux éléments cellulaires (2). C'est là seulement ce que j'ai voulu retenir, estimant prématuré de subordonner l'un des faits à l'autre.

Dans le même ordre d'idée, EMBERGER [1927] suppose que la régression des plastes est conditionnée par le régime hydrocarboné de la cellule qui les contient (3). Cette idée n'est pas neuve. CHODAT [1913] avait déjà montré l'action « régressive » des milieux sucrés sur les chloroplastes des Algues (4). LUBIMENKO [1926] provoqua de la même façon une atrophie et une décoloration des plastes cultivés *in vitro* (5). Mais il y a loin de cette régression expérimentale à la régression normale telle qu'elle se produit dans la cellule retournant à l'état embryonnaire. Et les quelques observations d'EMBERGER [1926] notant une abondance plus grande d'éléments hydrocarbonés dans les cellules sans chloroplastes (6) n'apportent aucune justification à son hypothèse. Une cellule sans chloroplaste doit, en effet, nécessairement recevoir de l'extérieur les aliments ternaires solubles qu'elle ne peut fabriquer ; et, à l'affirmation d'EMBERGER que la structure d'un organisme est déterminée par sa physiologie (7), on peut, avec tout autant de raison, répondre que la physiologie d'un organisme est déterminée par sa structure.

Je n'ai que peu de choses à ajouter sur l'hypothèse émise par le même auteur d'une adaptation au saprophytisme accompagnée d'une perte des chloroplastes. CHODAT [1913], puis LUBIMENKO [1926] en ont fait justice avant même qu'elle ne soit formulée. C'est dans les cas expérimentalement contrôlés par eux, à la composition chimique des substances

(1) P. 429.

(2) P. 389.

(3) P. 426-427.

(4) P. 82, 91, 220 et *passim*.

(5) P. 387.

(6) P. 357.

(7) P. 432.

organiques nutritives et non pas au mode de vie saprophyte ou parasite, qu'est due la régression du plastome (1). Je crois en apporter une preuve nouvelle, puisque le sporophyte de Muscinées, entièrement dépendant du gamétophyte, garde néanmoins des plastes fort bien conditionnés.

Je n'ai d'ailleurs pas la prétention de remplacer ces hypothèses par d'autres qui seraient peut-être plus fragiles encore. Sans vouloir nier leur intérêt ni l'élégance de leur conception, je pense qu'avant tout il ne faut pas perdre de vue la modicité de nos connaissances. Les lois qui régissent la morphogenèse des êtres vivants sont à peine soupçonnées. Or les facteurs de l'automorphose, dont la manifestation macroscopique est la forme spécifique de l'être, ont nécessairement aussi sous leur dépendance la répartition et la structure de ses tissus constitutifs. Ce sont ces facteurs dont nous devons chercher à parfaire l'étude. Malheureusement, à l'heure actuelle, on en ignore à peu près tout, sauf le nom qu'on leur a donné. Sans doute arrivera-t-on plus tard à les mieux connaître. Pour l'instant, il paraît prudent de ne pas se hâter de conclure.

En résumé, si l'on veut s'en tenir aux seuls résultats indiscutables, on retiendra de cette étude les deux points suivants :

1. La constitution cytologique des Muscinées ne peut être invoquée en faveur de l'indépendance du plastome. Contrairement à l'opinion admise, les plastes régressent suivant le schéma classique connu depuis longtemps chez les autres végétaux.

2. Chez les Muscinées, cette régression est poussée à l'extrême. En fin d'évolution, les plastes n'ont rien qui les différencie des mitochondries, ou, pour mieux dire, ils sont des mitochondries. Leur fusionnement en un corps mitochondrial homogène permet d'affirmer résolument l'identité de leur substance et de ne plus considérer le plaste comme un organite fondamentalement distinct.

Le plastome se différencie à partir du chondriome. Il en représente une partie évoluée dans un sens spécial, tandis que

(1) CHODAT, p. 91; LUBIMENKO, p. 392.

la partie non différenciée continue à remplir dans la cellule le rôle problématique qui lui est dévolu. Il n'y a pas identité entre le plastome et le chondriome s. s., mais l'origine du premier est dans le second, et c'est vers le second qu'il retourne lorsque, inutile dans la cellule, il doit en disparaître. Ce retour plus ou moins marqué donne, selon les cas, les formes 2, 3 ou 4, réalisant en fin de régression le chondriome fondamental homogène dont la fonction ne nous est pas connue.

§ II. — VACUOME.

Le double problème de la constitution et de la physiologie du vacuome est encore loin d'être résolu. Les recherches les plus récentes, sans en faire prévoir la solution prochaine, en découvrent peu à peu la complexité et font à chaque instant surgir des difficultés nouvelles. Cependant, l'importance de ces formations n'est pas douteuse : leur présence constante dans toutes les cellules en est la meilleure preuve. De la spore à l'œuf, et de l'œuf à la spore, elles se retrouvent constamment et partout durant tout le cycle évolutif du végétal. Seul, le spermatozoïde paraît en être dépourvu. Les vacuoles présentes dans la spermatide se retrouvent, il est vrai, annexées à l'élément mâle ; mais elles sont groupées dans la vésicule cytoplasmique et disparaissent avec elle. Le spermatozoïde mûr, considéré isolément, m'en a toujours paru privé, quelle qu'ait été la méthode d'investigation employée.

Il y a peut-être à cela une raison. La vacuole, telle que l'a définie pour la première fois DUJARDIN [1835] (1), répond à l'organe excréteur des unicellulaires, et toute vacuole, avec les modifications inévitables entraînées par une longue évolution, garde l'empreinte de sa fonction première (2).

(1) P. 368.

(2) On pourrait, si ce n'était sortir du cadre de ce travail, établir à ce sujet un parallèle entre les animaux et les végétaux. Les premiers, dotés d'appareils excréteurs, éliminent constamment vers l'extérieur leurs déchets métaboliques, en sorte que leurs cellules en sont à peu près complètement déchargées. Les seconds, au contraire, ne possédant pas d'organes différenciés susceptibles de transporter et d'expulser leurs excréta, les conservent sous forme d'enclaye

Or le spermatozoïde est, nous le savons, réduit à sa plus simple expression cytologique. Son protoplasme n'est plus qu'une mince pellicule enveloppant le noyau. L'amidon et les plastes disparaissent, et le chondriome lui-même, centre trophique cellulaire, se condense en un amas postérieur peu abondant. Il est donc assez naturel de penser que, si le spermatozoïde se débarrasse ainsi d'éléments utiles ou utilisables, il doit, à plus forte raison, se débarrasser de ceux qui lui sont inutiles ou nuisibles. En fait, nous avons vu que, chez les Hépatiques, le spermatozoïde élimine les substances oléo-résineuses qu'il produit, et que, seul parmi les cellules du végétal, il en est complètement exempt. Il est permis de considérer comme un fait parallèle la disparition des vacuoles, organes gênants et d'ailleurs inutiles, puisque le spermatozoïde libéré, en contact immédiat avec le milieu extérieur, peut s'y débarrasser constamment des excréta éventuellement produits.

Je n'ai rencontré que très rarement les formes réticulaires signalées si souvent ailleurs. Généralement, les vacuoles sont rondes. C'est là leur forme originelle. Elles la conservent aussi longtemps qu'elles peuvent se développer librement ; lorsque leurs dimensions s'accroissent exagérément, elles subissent une déformation passive et se moulent sur les constituants cellulaires voisins. Mais ce n'est pas un tel processus qui entraîne l'apparition des rares formes réticulaires observées. Celles-ci paraissent intervenir dans les cellules adultes devenant génératrices. La cellule adulte renferme généralement une seule grande vacuole limitée par une mince couche de protoplasme. La cellule génératrice, à caractères embryonnaires, a au contraire un protoplasme abondant renfermant de nombreuses petites vacuoles. Le

et remplacent l'excrétion par une « incréation ». La vacuole ne se vide plus vers l'extérieur, mais elle se distend et s'hypertrophie, entraînant une diminution concomitante du protoplasme et un écrasement latéral progressif du noyau. Ainsi la cellule s'achemine vers sa fin. Mais à chaque instant se forment de nouvelles cellules à caractères embryonnaires, c'est-à-dire à potentialité vitale très développée, et le végétal se perpétue ainsi aux dépens et au niveau de ses génératrices, « fuyant » pour ainsi dire les cellules âgées, destinées à mourir.

passage d'un type à l'autre se traduit, en ce qui concerne le vacuome, par l'étirement et le morcellement de la grande vacuole. Ainsi, la progression vers le type adulte se traduit par une augmentation du rapport $\frac{\text{vacuome}}{\text{protoplasme}}$, tandis que la

régression vers le type embryonnaire se manifeste par une diminution de ce même rapport et par un morcellement de la vacuole adulte. C'est là, toute proportion gardée, un processus assez comparable à celui qui régit les modifications du plastome. Il n'est pas sans intérêt de le noter au passage.

La coloration vitale des vacuoles se fait assez aisément par le rouge neutre. Elle est néanmoins irrégulière. Il y a à cela plusieurs raisons.

D'abord, nous l'avons vu, les cellules s'imprègnent d'autant moins facilement par les colorants vitaux qu'elles sont plus jeunes ou, du moins, plus vivantes. On conçoit d'ailleurs que, dans la plénitude de sa vitalité, la cellule se défende davantage contre l'intrusion d'éléments étrangers. Mais la constitution chimique du contenu vacuolaire joue aussi un rôle important dans sa coloration. Ce phénomène n'est pas, en effet, un fait d'ordre purement physique. L'osmose n'y joue qu'un rôle secondaire, puisque les vacuoles se colorent tout aussi bien dans le sérum salé que dans l'eau pure. En réalité, l'affinité du contenu vacuolaire pour le rouge neutre dépend surtout d'une substance érythrophile que, pour la commodité du discours, j'appellerai dorénavant vacuoline. Cette substance se présente dans la vacuole à l'état de solution colloïdale ou de précipité figuré. Dans ce dernier cas, et c'est là une preuve évidente de l'affinité de cette substance pour le colorant, les corpuscules précipités se colorent seuls, tandis que le liquide vacuolaire demeure hyalin et transparent.

Il va de soi que cette substance n'est pas chimiquement définie. Elle varie sans aucun doute d'une espèce à l'autre et même d'un tissu à l'autre. Peut-être même, dans une vacuole donnée, plusieurs corps chimiques se comportant identiquement à l'égard du rouge neutre sont-ils présents? Le fait est d'ailleurs de peu d'importance dans une étude morphologique. Mais cette idée d'une affinité chimique entre

le corps colorant et le corps coloré est particulièrement féconde, et son premier résultat est de permettre d'affirmer, en vertu de la loi de PROUST, que l'intensité de la coloration est fonction de la concentration en vacuoline.

Or, généralement, dans une cellule donnée, les vacuoles se colorent d'autant plus vivement qu'elles sont plus petites. Aussi doit-on admettre que leur concentration en vacuoline varie en raison inverse de leurs dimensions. GUILLIERMOND [1925], comme nous l'avons vu, explique ce fait par une néoformation vacuolaire, chaque vacuole ayant à son origine un granule de vacuoline (dans le cas des Champignons, c'est de la métachromatine) qui s'hydrate peu à peu. Ainsi, plus la vacuole se développe, plus sa concentration s'abaisse.

Mais, dans cette hypothèse, l'accroissement devrait être très rapide. En effet, si l'on appelle α la quantité de vacuoline qui est à l'origine d'une vacuole, la concentration du liquide vacuolaire sera à chaque instant :

$$C = \frac{\alpha}{V} = \frac{3\alpha}{4\pi} \cdot \frac{1}{R^3}.$$

Cette concentration varie donc en raison inverse du cube du rayon, ce qui, pour un rayon 10 fois plus grand, devrait donner une concentration 1 000 fois moins forte. Elle ne semble pas, en réalité, diminuer aussi brutalement, ce qui conduit à supposer un apport ultérieur de vacuoline parfaitement en rapport d'ailleurs avec le rôle incrèteur attribué au vacuome.

Dans ce cas, si l'on appelle a la quantité de substance éliminée par unité de surface et de temps, on pourra écrire au temps t :

$$C_t = \frac{3a}{R},$$

et au temps $t + \theta$:

$$C_{(t+\theta)} = \frac{3a}{R+\varrho},$$

ϱ étant l'accroissement du rayon R pendant le temps θ .
Alors :

$$\frac{C_t}{C_{(t+\theta)}} = \frac{R + \varphi}{R},$$

d'où :

$$C_{(t+\theta)} = C_t \cdot \frac{R}{R + \varphi}.$$

Ainsi, pour une vacuole donnée de dimensions quelconques, la concentration originelle varie en raison inverse du rayon. Par conséquent, comme dans l'hypothèse précédente, la coloration diminue lorsque la vacuole augmente, mais cette diminution est moins brutale, puisque, par un rayon 10 fois plus grand, la coloration est seulement 10 fois moindre, ce qui paraît plus en accord avec les faits.

D'ailleurs, l'étude du vacuome de la paraphyse apporte à cette hypothèse un appui nouveau. Les vacuoles de la paraphyse jeune ont en effet, dans ce cas, une concentration donnée, traduite par une coloration correspondante. C'est de ces vacuoles que dérive le vacuome total de la paraphyse âgée par un simple accroissement de leur volume et sans qu'aucune néoformation puisse être reconnue. Si un apport de vacuoline n'intervenait pas durant cette évolution, la concentration du liquide vacuolaire tomberait à un taux très inférieur. Or l'observation montre que la coloration ne diminue pas sensiblement, au contraire, ce qui ne peut s'expliquer que par une incréation constante de substance érythrophile.

Il serait intéressant de suivre sur le vivant le processus évolutif de ces vacuoles, dont la concentration originelle, malgré des dimensions variables, est identique. La formule ci-dessus permet en effet de prévoir que cette concentration demeurera la même dans toutes les vacuoles, si leurs accroissements diamétraux dans le temps θ sont respectivement proportionnels aux rayons. Une vérification expérimentale de ce phénomène apporterait à la théorie que j'expose une justification définitive. Il m'a été jusqu'à présent impossible de la tenter, et, bien qu'aucun des faits que j'ai notés ne soit en opposition avec elle, je ne puis, en l'absence de telles investigations, l'affirmer absolument.

Notons enfin que cette formule n'exclut pas, bien au con-

traire, l'hypothèse d'une néoformation, puisque cette néoformation correspond simplement au cas particulier où R est égal à O . Dans ce cas, en effet, l'élimination de vacuoline se fait dans une vacuole « inexistante », c'est-à-dire au sein même du protoplasme. Remarquons en outre que, si l'on porte cette valeur de R dans la formule, on a :

$$C_t = \frac{3z}{O} = \infty ;$$

donc la vacuoline éliminée dans ces conditions est entièrement privée d'eau, ce qui est en parfait accord avec l'hypothèse de GUILLIERMOND.

Pourtant, malgré ces quelques faits qui lui sont favorables, il ne faut pas se dissimuler l'insuffisance d'une telle formule. Elle n'a pas de valeur statique et ne saurait s'appliquer aux vacuoles adultes fixées dans leurs dimensions. De plus, elle n'envisage qu'un nombre restreint de facteurs, alors qu'ils sont en réalité fort nombreux et très complexes. Dans l'ordre biologique, les meilleures explications sont encore défectueuses. Il faut bien le reconnaître et avouer notre actuelle impuissance. La vie n'est pas près d'être réduite en équation.

Notons enfin que la destinée parallèle du vacuome et de l'appareil de Golgi, au moment de la formation du spermatozoïde, apporte à l'hypothèse d'une identité entre ces deux formations une vérification nouvelle. On sait que, dès 1922, GUILLIERMOND et MANGENOT admirent chez les végétaux la valeur vacuolaire de cet appareil (1). PARAT et PAINLEVÉ (1924) étendirent ces résultats à la cellule animale (2) et, se fondant sur les nombreux travaux réalisés dans ces dernières années, GUILLIERMOND put en 1927 affirmer l'identité du vacuome, de l'appareil de Golgi et des canalicules de Holmgren (3).

L'impossibilité où je me suis malheureusement trouvé d'effectuer l'étude vitale des premiers stades de la spermatogenèse ne me permet pas d'affirmer un parallélisme absolu. Il est évident que, si ce parallélisme n'était pas vérifié dans les

(1) P. 693.

(3) P. 88.

(2) P. 614.

cellules spermatogènes, l'interprétation proposée ci-dessus se trouverait profondément modifiée. Mais, dans l'état actuel de nos connaissances, le fait en question est probable, et, tant qu'aucune recherche nouvelle ne sera venue l'infirmier, on pourra le considérer comme certain.

§ III. — CORPS GRAS ET ESSENCES.

Le problème des corps gras se pose d'une façon différente chez les Mousses et chez les Hépatiques. Du moins, la présence dans ces dernières d'oléocorps spéciaux rend le problème plus complexe. Aussi doit-on examiner séparément et successivement ce qui se passe dans ces deux groupes.

La difficulté où l'on se trouve de définir microchimiquement les substances osmiophiles rend toute affirmation à leur sujet hasardeuse. Il semble pourtant que, chez les Mousses, ces substances soient de deux sortes. Une première catégorie se manifeste dans le sporophyte, où elle paraît surtout localisée au niveau de l'archesporium. On la retrouve dans les cellules sporogènes et dans les spores, et elle demeure présente dans la cellule génératrice de l'axe. Elle se transmet alors aux segments détachés de cette dernière, mais diminue peu à peu à mesure que ces cellules évoluent vers l'état adulte et finissent par disparaître totalement. Cette série de corps gras présents chez les cellules précédant et suivant la spore dans laquelle ils atteignent leur plus grande densité paraît être liée à l'évolution de cet organe disséminateur, et on est assez volontiers amené à lui attribuer le rôle de substances de réserve. Il est vrai qu'elles paraissent ne pas être consommées, du moins en totalité, au moment où cette spore germe. Elles se retrouvent, en effet, dans la cellule apicale de l'axe. Mais cette cellule apicale est la descendante directe de la spore. Elle en hérite les fonctions génératrices et, dans une certaine mesure, la structure. Il paraît d'ailleurs assez probable que cette cellule génératrice continue constamment à fabriquer des corps gras et renouvelle dans une certaine mesure la réserve qu'elle en possède. On s'expliquerait malaisément, dans le cas contraire, qu'elle en fournisse aux segments deta-

chés d'elle sans en être en définitive totalement dépourvue. Dans tous les cas, ces corps gras sont destinés à être assimilés. Quel que soit le retard apporté à un tel processus, il finit toujours par être réalisé, et leur disparition s'effectue sans qu'il en demeure aucune trace.

Il n'en est pas de même des corps osmiophiles ou sudanophiles présents dans le pédoncule anthéridien et dans la paraphyse âgée. Dans ces deux cas, l'apparition en est tardive. Ils paraissent accompagner la désorganisation cellulaire et jouer leur rôle, non pas dans le métabolisme constructif, mais dans le métabolisme destructif. Ce ne sont donc pas à proprement parler des excréta, puisqu'ils ne sont pas éliminés par la cellule saine et bien vivante, mais ce ne sont pas davantage des aliments. Ils ne sont jamais repris dans le cycle métabolique et persistent, sans changements, inclus dans une cellule destinée à disparaître.

Il semble que les oléocorps des Hépatiques aient un destin analogue. Ils apparaissent peu à peu dans la cellule. Ils augmentent à mesure qu'elle s'accroît et devient adulte. Ils ne paraissent pas être utilisés par la cellule comme un aliment, mais ils y réalisent une enclave inerte et sans doute inutile.

L'abondance relative de ces oléocorps a permis de les étudier chimiquement. DOMBRAY [1926] y reconnaît la présence d'une huile essentielle (1). C'est là un fait qui appuie l'hypothèse précédente, puisqu'en effet les essences ne sont pas des substances de réserve. Mais leur vrai rôle est incertain. Tout ce qu'il est possible d'affirmer, c'est que leur production réalise une véritable idiosyncrasie de la cellule chez les Hépatiques.

Leur mode d'apparition lui aussi est obscur. Comme l'a montré POPOVICI [1927], ce ne sont pas des dérivés vacuolaires (2). Mais, ce fait mis à part, il m'est impossible d'apporter le moindre éclaircissement au processus élaborateur dont ils sont la conséquence. On peut néanmoins leur supposer une origine protoplasmique, mais il est alors vraisemblable que leur naissance se fait sous une forme préliminaire soluble, condensée ensuite au niveau des oléocorps.

Cette dernière hypothèse n'est pas, il est vrai, nécessaire

(1) P. 77.

(2) P. 78.

pour expliquer la formation de ces oléocorps chez les Jungermanniales. Toutes leurs cellules en renferment en effet en quantité égale, et on pourrait admettre que l'huile essentielle produite à chaque instant dans le protoplasme réalise une phase disperse se réunissant peu à peu en gouttelettes de plus en plus développées. Mais il n'en est plus ainsi chez les Marchantiales.

Ce dernier groupe, en effet, présente des cellules spécialisées dans le sens sécréteur et renfermant un oléocorps volumineux et unique développé au détriment du protoplasme et des autres constituants cellulaires. Il paraît dans ce cas bien improbable que la substance de l'oléocorps soit élaborée tout entière par la seule cellule qui le contient. On comprendrait mal, en particulier, que cette substance se forme en abondance d'autant plus grande que le protoplasme est plus réduit. Il paraît plus légitime de supposer qu'elle est produite par toutes les cellules, mais transportée, sous une forme soluble, jusqu'aux cellules, spécialisées dans le sens sécréteur, où elle est concrétisée. Le fait est d'autant plus aisé à admettre qu'un transport analogue a lieu dans l'anthéridie. Comme je l'ai montré dans le chapitre consacré à son étude, les spermatozoïdes des Hépatiques fabriquent, comme toutes les cellules de ces végétaux, de l'huile essentielle. Mais, en raison de leurs fonctions, ils doivent s'en débarrasser complètement ; aussi l'expulsent-ils vers la paroi, où on la retrouve sous un aspect figuré. Mais, durant ce trajet, elle échappe à l'observation. L'acide osmique est alors sans action sur elle. Ce n'est pas cette substance, telle qu'elle se retrouve dans les oléocorps, que le spermatozoïde élimine ; ce sont ses éléments constitutifs solubles qui, transportés loin de la cellule, se condensent et se concrétisent au niveau de certains points d'élection.

Ainsi l'huile essentielle constituant les oléocorps peut être considérée comme une substance excrétée. Éliminée par le protoplasme sous une forme soluble, elle se condense sous une forme insoluble, inactive et, par conséquent, inoffensive. Cette insolubilisation peut se faire dans la cellule elle-même chez les Jungermanniales, dans une cellule voisine chez les

Marchantiales, ou dans la membrane cellulaire durant la spermatogénèse.

Quoi qu'il en soit, la présence de ces oléocorps chez les Hépatiques gêne considérablement l'examen, et il est souvent difficile de dire si, à côté d'eux, se retrouvent des corps gras analogues à ceux que nous avons trouvés dans la spore et dans la cellule génératrice axiale des Mousses. DOMBRAY [1926], il est vrai, en affirme l'existence dans les cellules du gamétophyte, où elles forment des inclusions protoplasmiques (1) morphologiquement différentes des oléocorps. Mais les oléocorps structuralement définis ne se retrouvent pas dans le sporophyte. De plus, à partir de l'archesporium, l'évolution des substances osmiophiles durant la sporogénèse se fait comme chez les Mousses. Une conclusion formelle est donc, dans ce cas, impossible. Peut-être ces substances sont-elles des huiles essentielles analogues à celles qui constituent les oléocorps. Peut-être sont-elles des corps gras analogues à ceux que nous avons rencontrés chez les Mousses. Peut-être ces deux catégories d'éléments coexistent-elles? Leur existence respective, bien que probable dans le sporophyte, ne peut pour l'instant être catégoriquement affirmée.

§ IV. — NOYAU.

La structure du noyau quiescent dans les cellules végétales adultes répond au schéma classique. La substance achromatique y apparaît réticulée (du moins par les techniques nucléaires). Elle est plus dense vers la périphérie, où elle s'organise en membrane, et elle sert de substratum à la substance chromatique condensée en un ou plusieurs caryosomes.

Les noyaux spermatogènes étant plus petits ont une structure plus simple. On n'y distingue plus de réticulum achromatique. Cependant la substance fondamentale est, dans ce cas encore, plus dense vers la périphérie, en sorte que le caryosome central est auréolé d'une zone plus claire. Ce caryosome peut être fragmenté et, bien souvent, plusieurs

(1) P. 100.

masses chromatiques sont présentes dans le noyau. Mais celles-ci n'ont pas la valeur de caryosomes multiples. Elles n'ont qu'une individualité passagère et, lorsqu'une mitose est sur le point d'intervenir, un seul caryosome est présent dans le noyau.

Ce caryosome a, dans le cas du noyau spermatogène, la valeur d'une caryosphère. C'est à ses dépens et par une fragmentation immédiate que les chromosomes se forment. Mais, bien que je n'aie pas observé de cinèse dans les cellules végétatives, je pense qu'un tel processus ne doit pas nécessairement s'y retrouver. Il me paraît en effet en rapport non pas avec l'espèce végétale considérée, mais avec les dimensions du noyau où il se manifeste. Il est assez naturel que la mitose soit moins complexe dans un petit noyau que dans un grand. Elle s'y simplifie et réalise un mécanisme condensé et réduit adapté au type nucléaire succinct de la cellule où il a lieu.

Le noyau peut d'ailleurs être privé de caryosome. Soit que la chromatine nucléolaire diffuse dans la cavité nucléaire, soit, ce qui est plus probable, qu'elle se transforme en une substance achromatique, le résultat toujours atteint est une homogénéisation du noyau qui perd absolument sa chromatocité spéciale.

Il est vrai que cette homogénéisation peut n'être qu'apparente. Certains noyaux en effet qui, sur certaines préparations, ne présentent aucun nucléole visible, en contiennent cependant que l'on peut mettre en évidence par d'autres techniques. Cependant, dans certains cas, les observations réalisées par diverses méthodes sont si absolument concordantes que l'on peut considérer un tel fait comme certain. Lors de la spermatogenèse, par exemple, les indications identiques fournies à ce sujet par la plupart des chercheurs sont une preuve évidente de la réalité d'un tel processus. Mais l'interprétation n'en est pas aisée. Peut-être s'agit-il simplement d'un retour du noyau vers un type moins différencié. Une pareille régression est d'ailleurs d'autant plus admissible qu'elle affecte également la cellule dans tous ses autres constituants. Peut-être aussi la disparition de la substance chromatique est-elle simplement en rapport avec l'état

acinétique absolu réalisé chez le spermatozoïde. Nous avons vu, en effet, que le rapport nucléolo-nucléaire augmente avec l'activité cinétique du noyau.

Le rapport nucléo-cytoplasmique varie lui aussi et, dans une certaine mesure, de façon analogue. Nous avons également noté qu'une sorte de balancement s'établit entre le noyau et le chondrioplastome, le premier étant généralement très développé dans les cellules en état d'activité cinétique, alors que le second y est considérablement réduit. Ce sont là des faits connus depuis longtemps. Mais il faut ajouter que les rapports nucléo-cytoplasmiques et nucléo-chondriosomiques s'exagèrent également dans le spermatozoïde pourtant dépourvu de toute activité cinétique. Aussi doit-on attribuer au noyau un rôle essentiel dans la fécondation. C'est lui qui est le centre cinétique et reproducteur de la cellule, tandis que le protoplasme et le chondriome en sont le centre trophique. Ces deux catégories d'éléments, constamment en rapport avec l'état physiologique de la cellule, en épousent les modalités. Le développement relatif du noyau traduit une activité cinétique ou reproductrice d'autant plus marquée que le chondrioplastome est plus réduit, alors que, au contraire, l'hypertrophie de ce dernier répond à une augmentation de l'activité trophique de la cellule généralement accompagnée d'une dépréciation du noyau.

Je rappelle enfin pour mémoire l'hypothèse proposée par WOODBURN [1915-1922] d'une union plus ou moins intime entre le noyau spermatique et le cytoplasme qui l'environne. Malgré l'exactitude des faits sur lesquels elle est fondée, et bien qu'elle soit possible, il me paraît aventureux de l'accepter sans autre vérification. Il est, il est vrai, difficile de reconnaître le noyau à certaines périodes de la spermatogenèse, mais il ne s'ensuit pas nécessairement qu'à ce stade il ait diffusé dans la cellule. Il est plus vraisemblable de penser que la période critique traversée par le noyau spermatique se traduit ou bien par une modification dans ses affinités chromatiques, ou bien par une augmentation de sa fragilité vis-à-vis des réactifs employés pour la fixation. Ainsi s'expliquerait soit par un défaut de coloration, soit par une destruction totale,

l'effacement du noyau dans certaines préparations.

Aucun corps central ne se retrouve aux pôles du fuseau cinétique. Les diverses structures décrites à ce niveau (centrosomes, centrioles, grains, plaques ou capuchons polaires) appartiennent au chondrioplastome ou sont des artefacts. Cette absence des corps centraux est importante, puisqu'elle rapproche les Muscinées des végétaux supérieurs. Mais elle est plus facile à accepter chez ces derniers, qui, ne présentant à aucun moment de leur évolution de flagelles ou de cils, ne contredisent pas la théorie d'une relation génétique entre l'appareil blépharoplastique et l'appareil centrosomien. Au contraire, la constitution cytologique des Muscinées conduit à admettre dans ce groupe ou bien l'existence de flagelles sans blépharoplastes, ou bien la naissance *de novo* de cette dernière structure. Il m'est actuellement impossible d'apporter à cette question une réponse définitive. Il semble pourtant que l'hypothèse de la formation d'un blépharoplaste indépendant des centrioles ne soit pas inacceptable, puisqu'aussi bien, dans certains cas de parthénogenèse expérimentale, l'appareil centrosomien peut être néoformé.

§ V. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Il reste peu de choses à dire pour résumer et pour conclure. Les faits cytologiques ayant déjà été exposés en détail, il est inutile d'y revenir. Je rappellerai simplement ici ceux qui, par leur valeur plus générale, permettent d'envisager les rapports des Muscinées avec les groupes voisins.

L'un des plus importants a trait à la simplicité structurale de l'élément reproducteur mâle. Contrairement aux descriptions compliquées qui en avaient été fournies, les spermies des Muscinées sont simplement constituées par un corps protoplasmique réduit renfermant un noyau, un chondriome homogène et un vacuome destiné à disparaître. C'est là un plan morphologique ramené à son expression la plus élémentaire, et une pareille structure chez une cellule dont les fonctions sont si spéciales pourrait paraître surprenante. Mais, à y bien réfléchir, on s'étonne moins de voir un type

aussi simple réalisé, sinon chez le spermatozoïde, au moins chez la spermatide. Il est, en effet, assez naturel de supposer que, avant de se différencier dans un sens nouveau, la cellule régresse. Cette régression, d'autant plus marquée que la différenciation ultérieure est plus spéciale, ramène la cellule à son état morphologique le moins complexe, et la spermatide se réduit alors schématiquement aux éléments essentiels de toute cellule : protoplasme fondamental, noyau (centre cinétique et reproducteur), chondriome (centre trophique) et vacuome plus ou moins modifié (probablement centre excréteur).

On est d'ailleurs d'autant plus porté à accepter cette interprétation structurale qu'elle répond exactement à celle qui se retrouve chez la plupart des animaux. Comme on l'a vu, en effet, le spermatozoïde et surtout la spermatide répondent exactement au même type dans les deux cas. La spermatide, cellule indifférenciée, évolue dans le sens migrateur. Elle pousse un ou plusieurs flagelles. Elle s'allonge dans le sens de sa translation et, le noyau étant porté vers l'avant, sans doute à cause de sa densité plus grande, elle traîne derrière elle la majeure partie de son protoplasme renfermant le chondriome, toujours homogène, quelquefois fusionné en un corps mitochondrial.

Je ne discuterai pas les causes de cette identité presque absolue d'évolution et de structure. Il est sans intérêt, dans le présent ouvrage, de savoir s'il s'agit d'un simple fait de convergence dû à des fonctions identiques ou d'un retour à une forme ancestrale commune aux deux groupes. J'ai simplement voulu justifier, dans la mesure du possible, les conclusions que je propose et essayer d'apporter, grâce à elles, une solution définitive à un problème d'autant plus irritant que les opinions émises à son sujet paraissent plus inconciliables.

Ce parallèle entre les spermatogénèses animale et végétale ne pouvait d'ailleurs être établi que dans la mesure où les constituants cellulaires qui y participent étaient eux-mêmes comparables. Aucune objection n'était possible en ce qui concerne les protoplasmes et les noyaux ; mais le vacuome

et le chondriome demeuraient litigieux. J'ai laissé à d'autres le soin de retrouver dans la cellule animale l'homologue des éléments érythrophiles décrits dans la spermatide des Mousses, et je me suis contenté, pour ma part, de démontrer leur imprégnation possible par les méthodes golgiennes. Enfin, j'ai pu noter l'unité parfaite du chondriome et affirmer l'interdépendance et l'identité d'origine des plastes et des mitochondries.

Ainsi les Muscinées, considérées jusqu'à présent comme douées d'un plastome persistant, peuvent, en réalité, le voir régresser jusqu'au stade le moins différencié qui soit, et, de ce fait, elles rentrent dans le plan cytologique normal des autres végétaux autotrophes.

Un autre fait, d'ailleurs, plaide en faveur de cette réunion. Chez les Bryophytes, comme chez les végétaux supérieurs, il n'y a pas de corps centraux. Ainsi, et c'est là sans doute le résultat le plus important de ces recherches, non seulement les caractéristiques cytologiques des Muscinées ne les éloignent pas des végétaux supérieurs, mais encore elles les en rapprochent. Dans un cas comme dans l'autre, les plastes régressent jusqu'au stade chondriosome ; dans un cas comme dans l'autre, les corps centraux sont absents.

C'est là un résultat que l'on pouvait prévoir. En effet, en dehors des faits cytologiques, toute la morphologie des Bryophytes indique une parenté évidente entre ce groupe et les groupes supérieurs. Il serait long et déplacé de rappeler de quelle façon les Ptéridophytes se relie aux Spermatophytes par les Ptéridospermées ; mais il n'est pas sans intérêt de souligner que, outre leurs schémas évolutifs identiques, les caractères fondamentaux des Bryophytes et des Ptéridophytes sont communs. Chez les deux groupes, le gamétophyte, lorsqu'il est fixé, adhère au sol par des rhizoïdes ; il n'a pas de vraie vascularisation ; il n'a pas de vraies feuilles ; il n'a pas de stomates. Chez les deux groupes, l'œuf est inclus dans un archégone ; le sporophyte est, au moins temporairement, parasite du gamétophyte, et, lorsque sa réduction n'est pas excessive, il porte des stomates. Enfin, s'il est vrai que l'importance relative des individus haploïde et diploïde varie d'un groupe à l'autre, cette variation se

fait progressivement et sans solution brutale de continuité. En effet, bien que chez les Ptéridophytes le prothalle se réduise peu à peu en durée et en dimensions jusqu'à devenir presque inexistant chez les Hydroptéridées, il existe néanmoins une espèce *Grammitis leptophylla* dont le gamétophyte est plus développé. En outre, chez cette espèce, le sporophyte, au lieu d'être pérennant, comme c'est le cas général chez les Fougères, est annuel et, quoique muni d'une racine normale, continue, sa vie durant, à puiser dans les tissus du prothalle les quelques éléments nutritifs que ce dernier continue à lui fournir.

Ainsi, par ce type central dont la génération diploïde et la génération haploïde sont devenues équivalentes au moins par leur durée, on arrive aux Bryophytes, dont le sporophyte, atteignant l'apogée de son parasitisme, se réduit aux organes reproducteurs (sporange) et à un suçoir (placenta). Ce dernier peut d'ailleurs disparaître lorsque le sac sporangial, immergé dans les tissus du gamétophyte, reçoit directement par toute sa surface les éléments nutritifs nécessaires à son développement. Par contre, ce gamétophyte est relativement accru. Il devient pérennant et, dans certains cas, ses formes se compliquent au point de simuler une tige et des feuilles.

Ce n'est là, bien évidemment, qu'une ébauche de comparaison. Elle ne saurait être poussée plus loin sans sortir des limites de ce travail. J'ai simplement voulu montrer que les faits macroscopiques ne contredisaient pas les faits microscopiques et que l'anatomie était d'accord avec la cytologie.

En résumé, il ne faut plus séparer les Muscinées des végétaux supérieurs. Par leur schéma évolutif comme par leurs caractères morphologiques, ils s'apparentent étroitement l'un à l'autre et, si cet enchaînement continu de formes ne doit pas nécessairement s'interpréter comme un fait génétique subordonnant les types les plus complexes aux types moins évolués, il n'en reste pas moins que les Archégoniates et les Spermatophytes manifestent une identité structurale microscopiquement traduite par des phénomènes cytologiques communs.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1803. ACHARIUS. — Methodus qua omnes detectos Lichenes secundum Organa carpomorpha ad Genera, Species et Varietates redigere atque Observationibus illustrare tentavit Erik Acharius M. D. Sectio prior. Stockholmiae, 1803).
1912. ALLEN. — Cell structure, growth and division in the antheridia of *Polytrichum juniperinum* Willd. (*Arch. f. Zellforsch.*, Bd. VIII, p. 121-188, Taf. VI, Leipzig, 1912).
1917. — The spermatogenesis of *Polytrichum juniperinum* (*Ann. of Bot.*, vol. XXXI, p. 269-291, Pl. XV, XVI, London, 1917).
1890. ALTMANN. — Die Elementarorganismen.
1923. ALVARADO. — Die Entstehung der Plastiden aus Chondriosomen in den Paraphysen von *Mnium cuspidatum* (*Ber. d. d. Bot. Ges.*, Bd. XLI, p. 85-96, Taf. I, Berlin, 1923).
1891. APATHY. — Ueber die « Schaumstruktur » hauptsächlich bei Muskel- und Nervenfasern (*Biol. Centralbl.*, Bd. XI, p. 78-87, Leipzig, 1891).
1907. ARENS. — Zur Spermatogenese der Laubmoose (*Inaugural Dissertation*, Bonn, 1907).
1908. ARNOLD. — Supravitale Färbung Mitochondrien ähnlicher Granula in den Knorpelzellen nebst Bemerkungen über die Morphologie des Korpelglykogens (*Anat. Anz.*, Bd. XXXII, p. 361-366, Jena, 1908).
1924. BAGCHEE. — The spermatogenesis of *Anthoceros laevis* L. (*Ann. of Bot.*, vol. XXXVIII, p. 105-111, Pl. VI, London, 1924).
1884. BARY (DE). — Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien (Leipzig, 1884).
1891. BENDA. — Neue Mittheilungen über die Entwicklung der Genitaldrüsen und über die Metamorphose der Samenzellen (*Arch. f. Anat. u. Physiol.*; *Physiol. Abtheil. Jahrg.*, 1891, p. 549-552, Leipzig, 1891).
1910. BENSLEY. — On the nature of the canalicular apparatus of animals cells (*Biol. Bull.*, vol. XII, p. 111, Boston, 1910).
1835. BISCHOFF. — Bemerkungen über die Lebermoose, vorzüglich aus der Gruppen der Marchantiaceen und Riccieen, nebst Beschreibung mehrerer theils kritischer, theils neuer Arten (*Nov. Act. Acad. Cæs. L. C. Nat. Cur.*, vol. XVII, pars II, p. 911-1088, Taf. LXVII-LXXI, Bonn, 1835).
1853. — Remarques sur l'organogénie des Equisetum (trad. de *Bot. Zeit.*, 1853, dans *Ann. Sc. Nat. Bot.*, série III, t. XIX, p. 232-240, Pl. IX, Paris, 1853).

1913. BLACK. — The morphology of *Riccia Frostii* Aust (*Ann. of Bot.*, vol. XXVII, p. 511-532, Pl. XXXVII-XXXVIII, London, 1913).
1905. BOLLETER. — *Fegatella conica* (L.) Corda. Eine morphologisch-physiologisch Monographie (*Beiheft. z. bot. Centralbl. orig. Arb.*, Bd. XVIII, p. 327-408, Taf. XII-XIII, Leipzig, 1905).
1904. BONNEVIE. — Zur Kenntniss der Spermiogenese bei den Gastropoden, *Enteroxenos* (Estergreni) (*Biol. Centralbl.*, Bd. XXIV, p. 267-274, 306-310, Leipzig, 1904).
1904. BOUIN. — Voir PRENANT.
1924. BOUYGUES. — Contribution à l'étude comparative du chondriome des cellules animales et végétales (*Actes de la Soc. Linn. de Bordeaux*, t. LXXVI, fasc. 1, p. 5-166, Bordeaux, 1924).
1927. BOWEN. — A preliminary report on the structural elements of the cytoplasm in plants cells (*Biol. Bull.*, vol. LIII, p. 179-196, Pl. I, Boston, 1927).
1890. BOWER. — On antithetic as distinct from homologous alternation of generations in plants (*Ann. of Bot.*, vol. IV, p. 347-370, London, 1889-1891).
1921. BRACHET. — *Traité d'embryologie des Vertébrés* (Paris, 1921).
1826. BRIDEL. — *Sam.-El. a Bridel-Brideri Bryologia universa* (Lipsiæ, 1826).
1871. BUTSCHLI. — Vorläufige Mittheilung über Bau und Entwicklung der Samenfäden bei Insekten und Crustaceen (*Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, Bd. XXI, p. 402-445, Leipzig, 1871).
1914. CAJAL. — Algunas variaciones fisiologicas y patologicas del aparato reticulare de Golgi (*Trab. del lab. de Invest. biol. de la Univ. de Madrid*, t. XII, p. 127-227).
1905. CAMPBELL. — The structure and development of Mosses and Ferns (Archegoniatae). 2 d. ed., New-York, 1905.
1827. CANDOLLE (DE). — *Organographie végétale, ou description raisonnée des organes des plantes*, par M. Aug. Pyr. de Candolle (2 vol., Paris, 1827).
1884. CARNOY. — *La biologie cellulaire. Fasc. 1. Technique microscopique. Notions générales sur la cellule. Biologie statique : le noyau* (Lierre, 1884).
1911. CHAMPY. — Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dans l'absorption et la sécrétion (*Arch. Anat. Micr.*, t. XIII, p. 54-170, Pl. II-IV, Paris, 1911-1912).
1913. CHODAT. — *Monographies d'Algues en culture pure* (Berne, 1913).
1912. CLAPP. — The Life-history of *Aneura pinguis* (*Bot. Gaz.*, vol. LIV, p. 177-193, Pl. IX-XII, Chicago, 1912).
1927. COMBES. — La vie de la cellule végétale (Coll. Armand Colin, Paris, 1927).
1924. COWDRY. — General cytology. A textbook of cellular structure and function for students of biologie and medicin (Chicago, 1924).
1896. DADDI. — Nouvelle méthode pour colorer la graisse dans les tissus (d'après *Giorn. d. R. Acc. d. Med. d. Torino*, 1896, dans *Arch. Ital. de Biol.*, t. XXVI, p. 143-146, Paris, 1896).
1924. DANGEARD (P.-A.). — Sur la reproduction sexuelle chez le *Marchantia polymorpha* dans ses rapports avec la structure cellulaire (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXVIII, p. 267-271, Paris, 1924).

- 1925a. DANGEARD (P.). — Plastes et cytosomes chez le *Fontinalis antipyretica* (*Bull. Soc. Bot. de Fr.*, t. LXXII, p. 5-9, Pl. I, Paris, 1925).
- 1925b. — Observations cytologiques sur les poils foliaires, à forme de paraphyses des *Polytrich* (*Bull. Soc. Bot. de Fr.*, t. LXXII, p. 125-130, Paris, 1925).
1899. DAVIS. — The spore-mother-cell of *Anthoceros* (*Bot. Gaz.*, vol. XXVIII, p. 89-109, Pl. IX-X, Chicago, 1899).
1850. DERBÈS et SOLIER. — Sur les organes reproducteurs des Algues (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, série III, t. XIV, p. 261-282, Pl. XXXII-XXXVII, Paris, 1850).
1907. DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN (W. et J.). — Ueber eine zweifache Reduktion bei der Bildung der Geschlechtszellen und darauf folgende Befruchtung mittels zwei Spermatozoïden und über die Individualität der Chromosomen bei einigen *Polytrichum*-arten (*Extr. du Rec. des Trav. Bot. Néerl.*, vol. IV, p. 1-44, Pl. I-II, Amsterdam, 1907).
1908. — Ueber die Spermatogenese der Moose speziell mit Berücksichtigung der Zentrosomen und Reduktionsteilungsfragen (*Ber. d. d. Bot. Ges.*, Bd. XXVIa, p. 301-309, Taf. V, Berlin, 1908).
1910. DUESBERG. — Nouvelles recherches sur l'appareil mitochondrial des cellules séminales (*Arch. f. Zellforsch.*, Bd. VI, p. 40-139, Pl. III-IV, Leipzig, 1911).
1923. — Chondriosomes et bactéries dans les nodosités radicales des Légumineuses (*C. R. Ass. Anat.*, 18^e réun., p. 199-208, Paris, 1923).
1835. DUJARDIN. — Recherches sur les organismes inférieurs (*Ann. Sc. Nat. Zool.*, série II, t. IV, p. 343-377, Pl. IX-XI, Paris, 1835).
1921. EMBERGER. — Recherches sur l'origine et l'évolution des plastides chez les ptéridophytes (*Arch. de Morph. génér. et expér.*, n^o 1, Paris, 1921).
1927. — Nouvelles recherches sur le chondriome de la cellule végétale (*Rev. génér. de Bot.*, t. XXXIX, p. 341-363, 420-448, Pl. IX-XII, Paris, 1927).
1882. ERRERA. — L'épiplasma des Ascomycètes et le glycogène des végétaux (*Thèse d'agrégation*, Bruxelles, 1882).
1907. ESCOYEZ. — Blépharoplaste et centrosome dans le *Marchantia polymorpha* (*la Cellule*, t. XXIV, p. 247-256, 1 Pl., Liège et Louvain, 1907).
- 1895a. FARMER. — Spore formation and karyokinesis in *Hepaticæ* (*Ann. of Bot.*, vol. IX, p. 363-364, London, 1895).
- 1895b. — On spore formation and nuclear division in the *Hepaticæ* (*Ann. of Bot.*, vol. IX, p. 469-523, Pl. XVI-XVIII, London, 1895).
1910. FAURÉ-FRÉMIET, Étude sur les mitochondries des protozoaires et des cellules sexuelles (*Arch. Anat. Micr.*, t. XI, p. 457-648, Pl. XIX-XXII, Paris, 1909-1910).
1894. GALEOTTI. — Ricerche sulla colorabilità delle cellule viventi (*Zeitschr. f. wiss. Mikr.*, Bd. XI, p. 172-207, Braunschweig, 1894).
1895. — Ueber die Granulationen in den Zellen (*Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol.*, Bd. XII, p. 440-557, Pl. XII-XIII, Paris, Leipzig et Londres, 1895).
1926. GAMBIER. — Voir PARAT.
1904. GARBER. — The life history of *Ricciocarpus natans* (*Bot. Gaz.*, vol. XXXVII, p. 161-177, Pl. IX-X, Chicago, 1904).

1897. GAYET. — Recherches sur le développement de l'archégone chez les Muscinées (*Thèse de doctorat*, in *Ann. Sc. Nat. Bot.*, t. III, p. 161-258, Pl. VII-XIII, Paris, 1897).
1880. GÖBEL. — Beiträge zur vergleichende Entwicklungsgeschichte der Sporangien (*Bot. Zeit.*, Bd. XXXVIII, col. 545-552, 651-571, Pl. VIII, Leipzig, 1880).
1898. — Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen (Jena, 1898-1901).
- 1898a. GOLGI. — Intorno alla struttura delle cellule nervose (*Extr. de Boll. d. Soc. med. Chir. di Pavia*, 1898, dans *Opera omnia*, vol. II, p. 643-653, Tav. XXXVII, Milano, 1903).
- 1898b. — Sur la structure des cellules nerveuses (*Arch. ital. de Biol.*, t. XXX, p. 60-71, Paris, 1898).
1908. — Une méthode pour la prompte et facile démonstration de l'appareil réticulaire interne des cellules nerveuses (*Trad. de Boll. d. Soc. med.-chir. di Pavia*, 1908, dans *Arch. ital. de Biol.*, t. XLIX, p. 268-274, Genova, 1908).
1913. GRAHAM. — Studies in nuclear division of *Preissia commutata* (*Ann. of Bot.*, vol. XXVII, p. 661-679, Pl. LIV-LV, London, 1913).
1854. GROENLAND. — Mémoire sur la germination de quelques Hépatiques (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, série IV, t. I, p. 5-29, Pl. I-VI, Paris, 1854).
1914. GRÜN. — Monographische Studien an *Treubia insignis* (*Flora*, Bd. CVI, p. 331-392, Taf. III-V, Jena, 1914).
1906. GUEGUEN. — Emploi du sudan III comme colorant mycologique, seul ou combiné au bleu-coton et à l'Iode (*Bull. Soc. Mycol. de Fr.*, t. XXII, p. 224-226, Paris, 1906).
1899. GUIGNARD. — Développement et constitution des anthérozoïdes (*Rev. génér. de Bot.*, t. I, p. 11-27, 63-78, 136-145, 175-194, Pl. II-VI, Paris, 1889).
1904. — Emploi de l'hydrate de chloral pour dissoudre la matière colorante de l'orcanette et le sudan (*Journ. de Bot.*, t. XVIII, p. 14-17, Paris, 1904).
1912. GUILLIERMOND. — Nouvelles remarques sur l'origine des chloroleucites (*C. R. Soc. Biol.*, t. LXXII, p. 86-89, Paris, 1912).
1922. — et MANGENOT. — Sur la signification de l'appareil réticulaire de Golgi (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXIV, p. 692-694, Paris, 1922).
1923. — Sur la coloration vitale des chondriosomes (*C. R. Soc. Biol.*, t. LXXXIX, p. 527-529, Paris, 1923).
1924. — Nouvelles recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasme de la cellule végétale (*Arch. Anat. Micr.*, t. XX, p. 1-210, Pl. I-XV, Paris, 1924).
1925. — Observations sur l'origine des vacuoles (*La Cellule*, t. XXXVI, 2^e partie, p. 217-229, Pl. I-III, Liège et Louvain, 1925).
1926. — et MANGENOT. — Revue générale des travaux de cytologie parus de 1910 à 1925 (*Rev. génér. de Bot.*, t. XXXVIII, p. 202-224, 252-272, 329-334, 401-413, 470-480, 529-544, 593-608, 659-672, 723-732, continué en 1927, Paris, 1926).
1927. — Recherches sur l'appareil de Golgi dans les cellules végétales et sur ses relations avec le vacuome (*Arch. Anat. Micr.*, t. XXIII, p. 1-98, Pl. I-IX, Paris, 1927).

1868. HANSTEIN. — Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen (*Festschrift d. Niederrhein. Gesellsch. für Natur-u. Heilkunde z. 50-jähr. Jubiläum d. Universität*, p. 109-134, Taf. III, Bonn, s. d.).
1889. HARDY. — On the structure of cell protoplasm (*Journ. of Physiol.*, vol. XXIV, p. 158, London, Cambridge, 1889).
1921. HAUPT. — Gametophyte and sex organs of *Reboulia hemisphaerica* (*Bot. Gaz.*, vol. LXXI, p. 61-74, Chicago, 1921).
1782. HEDWIG. — D. Joannis Hedwigi... *Fundamentum Historiæ Naturalis Muscorum frondosorum concernens eorum flores, fructus, seminale propagationem...* (Lipsiæ, 1782).
1784. — *Theoria Generationis et Fructificationis Plantarum Cryptogamarum...* auctore Joanne Hedwig (Petropoli, 1784).
1892. HEIDENHAIN. — Über Kern und Protoplasma (*Festschrift Herrn Geheimrat Albert von Kœlliker... gewidmet*, p. 109-166, Taf. IX-XI, Leipzig, 1892).
1896. — Noch einmal über die Darstellung der Centrakörper durch Eisenhämatoxylin nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über die Hämatoxylinfarben (*Zeitschr. f. wiss. Mikr.*, Bd. XIII, p. 186-199, Braunschweig, 1896).
1896. HENNEGUY. — Leçons sur la Cellule, morphologie et reproduction (Paris, 1896).
1904. — *Les Insectes* (Paris, 1904).
1851. HOFMEISTER. — Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen (Leipzig, 1851).
1863. — Zusätze und Berichtigungen zu den 1851 veröffentlichten Untersuchungen der Entwicklung höherer Kryptogamen (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. III, p. 259-295, Pl. VIII, Berlin, 1863).
1904. HOLFERTY. — The archegonium of *Mnium cuspidatum* (*Bot. Gaz.*, vol. XXXVII, p. 106-126, Pl. V-VI, Chicago, 1904).
1840. HORNSCHUCH. — *Flora Brasiliensis...* ediderunt C. F. P. de Martius eoque defuncto successor A. G. Eichler, vol. I, pars. I. Musci exposuit C. F. Hornschuch (p. 1-99, Taf. I-IV). Musci et Lycopodineæ in lucem prodire anno 1840 (Monachii, 1840-1884).
1884. HY. — Recherches sur l'archégone et le développement du fruit des Muscinées (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, série VII, t. XVIII, p. 105-206, Pl. IX-XIV, Paris, 1884).
1903. IKENO. — Beiträge zur Kenntniss der pflanzlichen Spermatogenese; die Spermatogenese von *Marchantia polymorpha* (*Beiheft. z. bot. Zentralbl.*, Bd. XV, p. 65-88, Taf. III, Jena, 1903).
1872. JANCZEWSKI (VON). — Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Archegoniums (*Bot. Zeit.*, Bd. XXX, col. 377-393, 401-420, 440-443, Leipzig, 1872).
1904. JOHNSON. — The development and relationship of Monoclea (*Bot. Gaz.*, vol. XXXVIII, p. 185-205, Pl. XVI-XVII, Chicago, 1904).
1849. JUSSIEU (DE). — Rapport sur le concours du grand prix des sciences naturelles pour l'année 1847 (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, série III, t. XIII, p. 366, Paris, 1849).
1922. KHOLODNYI. — Métamorphose des plastides dans les poils des feuilles submergées (en russe), (*Journ. de la Soc. Bot. Russe*, t. VII, p. 153-

- 166, 1922. Je cite d'après *Bot. Abstracts*, vol. XV, p. 54-55, Baltimore, 1926).
1907. KING. — The spermatogenesis of *Bufo lentiginosus* (*Am. Journ. Anat.*, vol. VIII, p. 345-387, Pl. I-III, Baltimore, 1907-1908).
1890. KNY. — Bau und Entwicklung von *Marchantia polymorpha* L. (Sonderabdruck aus dem Text der VIII Abt. der *Botanischen Wandtafeln*, Berlin, 1890).
1924. KONOPACKI. — Influence de l'eau distillée sur le développement des œufs de Grenouille (*Bull. Hist. Appl.*, t. I, p. 321, Paris, 1924).
1912. LAGUESSE. — Méthode de coloration vitale des chondriosomes par le vert Janus (*C. R. Soc. Biol.*, t. LXXIII, p. 150-153, Paris, 1912).
1925. LANGERON. — Précis de microscopie (4^e éd., Paris, 1925).
- 1868a. LEITGEB. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. I. Wachstum des Stämmchens von *Fontinalis antipyretica* (*Sitzungber. d. Math. Naturwiss. Cl. d. Kais. Ak. d. Wiss.*, Bd. LVII, Abth. I, p. 308-342, Taf. I-IV, Wien, 1868).
- 1868b. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. II. Entwicklung der Antheridien bei *Fontinalis antipyretica* (*Sitzungber. d. Math. Naturwiss. Cl. d. Kais. Ak. d. Wiss.*, Bd. LVIII, Abth. I, p. 523-535, Taf. V-VII, Wien, 1868).
1906. LEWIS. — The embryology and development of *Riccia lutescens* and *Riccia crystallina* (*Bot. Gaz.*, vol. XLI, p. 109-138, Pl. V-IX, Chicago, 1906).
1863. LORENZ. — Moosstudien. I. Studien über Bau und Entwicklungsgeschichte der Laubmoose (p. 1-36, Taf. I-IV, Leipzig, 1864).
1867. — Studien zur vergleichende Anatomie der Laubmoose (*Flora. Jahrg.*, L, p. 241-248, 257-264, 289-297, 305-313, Taf. VIII-XII, Regensburg, 1867).
1926. LUBIMENKO. — Recherches sur les pigments de plastes et la photosynthèse (*Rev. génér. Bot.*, t. XXXVIII, p. 307-328, 381-400, Paris, 1926).
1913. LUBOSCH. — Ueber die Eireifung der Metazoen (*Ergebn. d. Anat. und Entwicklungsgesch.*, Bd. XXI, p. 244-326, Wiesbaden, 1914).
1904. MAILLARD. — Voir. PRENANT.
1900. MALLORY. — A contribution to staining methods (*Journ. of exper. Med.*, vol. V, n° 1, p. 15-20, New-York, 1900).
1922. MANGENOT. — Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasma des Algues (*Thèse de doctorat*, Paris, 1922).
1922. — Voir GUILLIERMOND.
1924. — Sur les communications protoplasmiques dans l'appareil sporogène de quelques Floridées (*Rev. Algol.*, t. I, p. 276-421, Pl. VI-VIII, Paris, 1924).
1926. — Voir GUILLIERMOND.
1927. — Sur la présence de vacuoles spécialisées dans les cellules de certains végétaux (*C. R. Soc. Biol.*, t. XCVII, p. 342-354, Paris, 1927).
1835. MARTIUS (VON). — Conspectus Regni vegetabili secundum characteres morphologicos... in classes, ordines et familias digestis (Nürnberg, 1835).
1888. MEUNIER. — Le nucléole des *Spirogyra* (*La Cellule*, t. III, p. 333-407 Pl. I-II, Louvain, Gand et Lierre, s. d.).

1900. MEVES. — Ueber den von V. la Valette St-Georges entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen (*Arch. Mikr. Anat.*, Bd. LVI, p. 553-606, Pl. XXVI-XXVII, Bonn, 1900).
1901. — Struktur und Histogenese der Spermien (*Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgeschichte*, Bd. XI, p. 437-516, Wiesbaden, 1902).
1904. — Ueber das Vorkommen von Mitochondrien bezw. Chondromiten in Pflanzenzellen (*Ber. d. d. Bot. Ges.*, Bd. XXII, p. 284, Berlin, 1904).
1912. — Verfolgung des sogenannten Mittelstückes des Echinidenspermiums im befruchteten Ei bis zum Ende der ersten Furchungsteilung (*Arch. Mikr. Anat.*, Bd. LXXX, Abt. II, p. 81-123, Taf. IV-VII, Bonn, 1912).
1918. — Zur Kenntniss des Baues pflanzlicher Spermien (*Arch. Mikr. Anat.*, Bd. XCXI, p. 272-341, Bonn, 1918).
1882. MEYER. — Ueber Chlorophyllkörner, Stärkebildner und Farbkörper (*Bot. Centralbl.*, Bd. XII, p. 314-317, Cassel, 1882).
1899. MIYAKE. — Makinoa, eine neue Gattung der Lebermoose aus Japan (*Hedwigia*, Bd. XXXVIII, p. 201-203, Taf. IX, Dresden, 1899).
1831. MIRBEL. — I. Recherches anatomiques et physiologiques sur le Marchantia polymorpha.
1832. — II. Complément des observations sur le Marchantia polymorpha (*Mém. de l'Ac. Roy. des Sc.*, t. XIII, p. 337-436, Pl. I-IX, Paris, 1835).
1839. MOHL (VON). — Ueber die Entwicklung der Sporen von Anthoceros lævis (*Linnæa*, t. XIII, p. 273-290, Taf. V, Halle und Berlin, 1839).
1851. — Grundzuge der Anatomie und Physiologie der vegetabilische Zelle (Braunschweig, 1851).
- 1841a. MORREN. — Recherches sur le tissu cellulaire des Mousses, et en particulier sur celui des Hypnum (*Bull. Ac. Roy. Sc. et B.-Lett.*, t. VIII, 1^{re} partie, p. 68-84, Bruxelles, 1841).
- 1841b. — Recherches sur l'enchyme des Sphagnum (*Bull. Ac. Roy. Sc. et B.-Lett.*, t. VIII, 1^{re} partie, p. 164-183, Bruxelles, 1841).
- 1841c. — Recherches sur l'anatomie et la physiologie des Fontinalis (*Bull. Ac. Roy. Sc. et B.-Lett.*, t. VIII, 1^{re} partie, p. 222-237, Bruxelles, 1841).
- 1925a. MOTTE (JEAN). — Sur la cytologie des Mousses (*C. R. Ac. Sc.* t. CLXXXI, p. 618-619, Paris, 1925).
- 1925b. — Sur l'évolution cytologique de l'anthéridie des Mousses (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXXI, p. 803-805, Paris, 1925).
- 1925c. — Sur une formule permettant de calculer le nombre de générations au cours de l'évolution du tissu spermatogène des Mousses (*C. R. Soc. Biol.*, t. XCIII, p. 1484-1485, Paris, 1925).
- 1926a. — Sur l'évolution cytologique de l'anthérozoïde chez les Mousses (*C. R. Ass. Anat.*, 21^e réunion, p. 413-414, Nancy, 1926).
- 1926b. — Sur l'évolution cytologique de l'archégone d'*Hylocomium splendens* Hedw. (*C. R. Soc. Biol.*, t. XCV, p. 608-609, Paris, 1926).
1927. — Sur la valeur du chondriome chez les végétaux verts (*C. R. Ass. Anat.*, 22^e réunion, p. 192-195, Nancy, 1927).
1918. MOTTIER. — Chondriosome and the Primordia of chloroplasts and leukoplasts (*Ann. of Bot.*, vol. XXXII, p. 91-114, pl. I, London, 1918).

1867. MÜLLER. — Die Entwicklungsgeschichte der Kapsel von Ephemeron. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Laubmoose (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. VI, p. 237-248, Taf. XIII-XIV, Leipzig, 1867-1868).
1845. NEGELI. — Wachstumsgeschichte der Laub und Lebermoose (*Zeitschr. f. wiss. Bot.*, Heft II, p. 138-210, Taf. II-IV, Zurich, 1845).
1822. NEES VON ESENBECK. — Correspondenz (*Flora. Jahrg.*, V, Bd. I, p. 33-36, Taf. I, Regensburg, 1822).
1923. NOEL. — Recherches histo-physiologiques sur la cellule hépatique des Mammifères (*Arch. Anat. Micr.*, t. XIX, p. 1-158, Pl. I-VIII, Paris, s. d.).
1883. OGATA. — Die Veränderung der Pankreaszellen bei der Secretion (*Arch. f. Physiol.*, Jahrg., 1883, p. 405-437, Taf. VI, Leipzig, 1884).
1924. PAINLEVÉ. — Voir PARAT.
1924. PARAT et PAINLEVÉ. — Observation vitale d'une cellule glandulaire en activité. Nature et rôle de l'appareil réticulaire interne de Golgi et de l'appareil de Holmgren (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXIX, p. 612-614, Paris, 1924).
1926. — et GAMBIER. — L'appareil de Golgi des cellules génitales mâles du Discoglosse et du Cobaye (*C. R. Soc. Biol.*, t. XCIV, p. 748-749, Paris, 1926).
1927. POPOVICI. — Quelques remarques sur les élaïoplastes des Hépatiques (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXXV, p. 77-80, Paris, 1927).
1921. POTTIER. — Recherches sur le développement de la feuille des Mousses (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, série X, t. III, p. 1-137, Pl. I-XXX, I-II, Paris, 1921).
1904. PRENANT, BOUIN et MAILLARD. — Traité d'histologie, t. I. Cytologie générale et spéciale (Paris, 1904).
1908. REGAUD. — Sur les mitochondries de l'épithélium séminal, III. Techniques-Variations histochimiques (*C. R. Soc. Biol.*, t. LXV, p. 660-663, Paris, 1908).
1910. — Études sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogenèse chez les Mammifères (*suite*) (*Arch. Anat. Micr.*, t. XI, p. 291-431, Pl. XII-XV, Paris, 1909-1910).
1923. RICKETT. — Fertilization in Sphærocarpos (*Ann. of Bot.*, vol. XXXVII, p. 225-259, Pl. III-IV, London, 1923).
1910. RUBASCHKIN. — Chondriosomen und Differenzierungsprozesse bei Säugetierembryonen (*Anat. Heft.*, Bd. XLI, Abt. I, p. 399-431, Taf. XIX-XXII, Wiesbaden, 1910).
1912. RUDOLPH. — Chondriosomes und Chromatophoren (Beitrag zur Kritik der Chondriosomentheorien) (*Ber. d. d. Bot. Ges.*, Bd. XXX, p. 605-629, Taf. XVIII, Berlin, 1912).
1874. SACHS. — Traité de Botanique. Traduit de l'allemand par Ph. Van Tieghem (Paris, 1874).
1911. SAPEHIN. — Ueber das Verhalten der Plastiden im sporogenen Gewebe (*Ber. d. d. Bot. Ges.*, Bd. XXIX, p. 491-496, Berlin, 1911).
- 1913a. — Untersuchungen über die Individualität der Plastide (*Ber. d. d. Bot. Ges.*, Bd. XXXI, p. 14-16, Berlin, 1913).
- 1913b. — Ein Beweis der Individualität der Plastide (*Ber. d. d. Bot. Ges.*, Bd. XXXI, p. 321-324, Taf. XIV, Berlin, 1913).

1852. SCHACHT. — Die Pflanzenzelle, der innere Bau und das Leben der Gewächse (Berlin, 1852).
1913. SCHERRER. — Die Chromatophoren und Chondriosomen von *Anthoceros* (*Ber. d. d. Bot. Ges.*, Bd. XXXI, p. 493-500, Taf. XX, Berlin, 1913).
1914. — Untersuchungen über Bau und Vehrnehmung der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei *Anthoceros* (*Flora*, Bd. CVII, p. 1-56, Taf. I-III, Jena, 1915).
1880. SCHIMPER (A. F. W.). — Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner (*Bot. Zeit.*, Jahrg. 1880, col. 881-902, Taf. XIII, Leipzig, 1880).
1882. — Ueber die Gestalten der Stärkebildner und Farbkörper (*Bot. Centralbl.*, Bd. XII, p. 175-178, Cassel, 1882).
- 1885a. — Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XVI, p. 1-246, Taf. I-V, Berlin, 1885).
- 1885b. — Ueber die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde (*Kosmos*, Bd. I, p. 339-348).
1848. SCHIMPER (W. P.). — Recherches anatomiques et morphologiques sur les Mousses (*Thèse de doctorat*, Strasbourg, 1848).
1857. — Mémoire pour servir à l'histoire naturelle des Sphaignes (*Sphagnum* L.) (Extr. des *Mém. présentés par divers savants à l'Ac. des Sc.*, t. XV, Paris, 1857).
1747. SCHMIEDEL. — Icones Plantarum et Analyses Partium... quas composuit D. Casimirus Christoph. Schmiedel, curante et edente Georgio Wollfgang Knorrio chalcographo Norembergensi, MDCCXLVII.
1927. SENJANINOVA. — Origin. of Plastids during sporogenesis in Mosses (*Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat.*, Bd. VI, p. 464-492, Berlin, 1927).
1898. SHAW. — Ueber die Blepharoplasten bei *Onoclea* und *Marsilia* (*Ber. d. d. Bot. Ges.*, Bd. XVI, p. 177-184, Taf. XI, Berlin, 1898).
1893. SCHOTTLANDER. — Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen bei Kryptogamen (*Beitr. z. Biol. d. Pfl.*, Bd. VI, p. 267-304, Taf. IV-V, Breslau, 1893).
1900. SJÖBRING. — Ueber das Formol als Fixirungsflüssigkeit (Allgemeines über den Bau des lebenden Zellen) (*Anat. Anz.*, Bd. XVII, p. 273-304, Jena, 1900).
1850. SOLIER. — Voir DERBÈS.
1870. STRASBURGER. — Die Geschlechtsorgane und die Befruchtung bei *Marchantia polymorpha* L. (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. VII, p. 409-422, Taf. XXVII-XXVIII, Leipzig, 1869-1870).
1851. THURET. — Recherches sur les zoospores des Algues et les anthéridies des Cryptogames. Seconde partie: Anthéridies des Cryptogames (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, série III, t. XVI, p. 5-39, Pl. I-XV, Paris, 1851).
1684. TOURNEFORT. — Éléments de Botanique ou méthode pour connaître les plantes, par M. Pitton Tournefort (Paris, 1684).
1892. TRILLIAT. — Sur les propriétés antiseptiques de la formaldéhyde (*C. R. Ac. Sc.*, t. CXIV, p. 1278-1281, Paris, 1892).
1834. UNGER. — Ueber die Anthere von *Sphagnum* (*Flora*, Jahrg. XVII, Bd. I, p. 145-152, Taf. I, Regensburg, 1834. Résumé dans *Ann. Sc. Nat. Bot.*, série II, t. II, p. 188, Paris, 1884).

1839. UNGER. — Anatomische Untersuchungen der Fortpflanzungtheile von *Riccia glauca* (*Linnæa*, t. XIII, p. 1-20, Pl. I, 1839).
1867. VALETTE SAINT-GEORGE (VON LA). — Ueber die Genese der Samenkörper Zweite Mittheilung (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. III, p. 263-278, Taf. XIV, Bonn, 1867).
1885. — Spermatologische Beiträge. Erste Mittheilung (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXV, p. 581-593, Pl. XXIV-XXV, Bonn, 1885).
1886. — Spermatologische Beiträge. Zweite Mittheilung (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXVII, p. 1-12, Taf. I-II, Bonn, 1886).
1882. VAN TIEGHEM. — Traité de Botanique, publié en 9 fascicules de 1881 à 1884. Le faux titre et la table des matières parurent avec le dernier fascicule et en portent la date (Paris, 1884).
1927. WAGNER. — Évolution du chondriome pendant la formation des grains de pollen chez les Angiospermes (*Biologia generalis*, Bd. III, p. 15-66, Pl. I-II, Wien, 1927).
1913. WALKER. — On abnormal cell-fusion in the archegonium; and on spermatogenesis in *Polytrichum* (*Ann. of Bot.*, vol. XXVII, p. 115-132, Pl. XIII-XIV, London, 1913).
1925. WILSON (E.-B.). — The cell in development and heredity, 3^e édit. (New-York, 1925).
1911. WILSON (M.). — Spermatogenesis in the Bryophyta (*Ann. of Bot.*, vol. XXV, p. 415-457, Pl. XXXVII-XXXVIII, London, 1911).
1911. WOODBURN. — Spermatogenesis in certain Hepaticæ (*Ann. of Bot.*, vol. XXV, p. 299-313, Pl. XXV, London, 1911).
1913. — Spermatogenesis in *Blasia pusilla* (*Ann. of Bot.*, vol. XXVII, p. 93-101, pl. XI, London, 1913).
1915. — Spermatogenesis in *Mnium affine* var. *ciliaris* (Grev.) C. M. (*Ann. of Bot.*, vol. XXIX, p. 441-454, Pl. XXI, London, 1915).
1922. — Spermatogenesis in *Asterella hemisphærica* Beauv. (*Ann. of Bot.*, vol. XXXVI, p. 535-539, Pl. XX, London, 1922).
-

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

- Fig. 1. — *Mnium punctatum*. Cellule génératrice de l'axe (observée dans l'eau).
Fig. 2. — *Hypnum fluitans*. Cellule génératrice de l'axe (observée dans l'eau).
Fig. 3. — *Mnium punctatum*. Extrémité apicale de phyllidie jeune ; à ce stade, la cellule apicale est encore génératrice (observée dans l'eau).
Fig. 4. — *Mnium spinosum*. Anthéridie jeune (observée dans une solution aqueuse de rouge neutre).
Fig. 5. — *Mnium punctatum*. Anthéridie jeune ; stade à deux cellules (observée dans l'eau).
Fig. 6. — *Mnium punctatum*. Anthéridie jeune ; stade ultérieur. La cellule apicale fonctionne comme génératrice (observée dans l'eau).
Fig. 7. — *Mnium punctatum*. Anthéridie jeune ; stade ultérieur. La cellule apicale a cessé de fonctionner comme génératrice. Les segments sous-jacents ont détaché un nombre égal de cellules profondes qui sont les initiales spermatogènes (observée dans l'eau).

PLANCHE II

- Fig. 1. — *Mnium affine*. Cellule de paraphyse jeune (observée dans une solution aqueuse de rouge neutre).
Fig. 2. — *Mnium affine*. Cellule apicale de paraphyse plus âgée (observée dans l'eau).
Fig. 3. — *Funaria hygrometrica*. Cellule de la columelle (observée dans l'eau).
Fig. 4. — *Mnium punctatum*. Extrémité apicale d'une phyllidie plus âgée que celle que représente la figure 3 (Pl. I). La cellule apicale a cessé de fonctionner comme génératrice (observée dans l'eau).
Fig. 5. — *Rhynchostegium Megapolitanum*. Cellule phyllidienne adulte (observée dans une solution aqueuse de rouge neutre).

PLANCHE III

- Fig. 1. — *Hypnum fluitans*. Cellule génératrice de l'axe (méthode de Champy ; fuchsine + vert de méthyle).
Fig. 2. — *Hypnum fluitans*. Cellule génératrice et extrémité apicale de l'axe (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
Fig. 3. — *Gasterogrimmia crinita*. Cellule génératrice de l'axe (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
Fig. 4. — *Hypnum fluitans*. Cellule du méristème apical, voisine du sommet de l'axe (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
Fig. 5. — *Hypnum fluitans*. Cellule superficielle (sous-épidermique) de l'axe adulte (méthode de Champy ; fuchsine + vert de méthyle).
Fig. 6. — *Hypnum fluitans*. Cellule profonde de l'axe adulte (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
Fig. 7. — *Rhynchostegium Megapolitanum*. Cellule sous-épidermique de l'axe adulte (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
Fig. 8. — *Rhynchostegium Megapolitanum*. Cellule profonde de l'axe adulte (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).

PLANCHE IV

- Fig. 1. — *Hypnum fluitans*. Cellule génératrice et extrémité apicale de l'axe (méthode de Champy ; sans coloration).
 Fig. 2. — *Mnium spinosum*. Coupe transversale dans une paraphyse adulte (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 3. — *Mnium spinosum*. Anthéridie jeune (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 4. — *Mnium spinosum*. Anthéridie jeune, stade ultérieur. Les initiales spermatogènes sont différenciées (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 5. — *Hylocomium splendens*. Coupe longitudinale dans une phyllidie appartenant à l'involucre du bourgeon femelle (méthode de Regaud ; hématoxyline).

PLANCHE V

- Fig. 1. — *Mnium affine*. Coupe longitudinale dans le tiers supérieur d'une anthéridie (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 2. — *Mnium spinosum*. Cellule spermatogène appartenant à une anthéridie dont le tissu spermatogène approximativement cylindrique présente cinq cellules sur son diamètre (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 3 et 4. — *Mnium spinosum*. Cellules spermatogènes. Stade ultérieur à huit cellules diamétrales (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 5 et 6. — *Mnium spinosum*. Cellules spermatogènes. Stade ultérieur (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 7. — *Marchantia polymorpha*. Anthéridie jeune (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 8. — *Marchantia polymorpha*. Cellule spermatogène d'une anthéridie plus âgée (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 9. — *Marchantia polymorpha*. Cellule pariétale de la même anthéridie (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 10. — *Marchantia polymorpha*. Cellules spermatogènes à un stade ultérieur (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 11 et 12. — *Mnium spinosum*. Spermatozoïdes adultes (méthode de Regaud ; hématoxyline de Mallory).
 Fig. 13. — *Hylocomium splendens*. Cellule voisine du sommet de l'axe archégoniophore (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 14. — *Hylocomium splendens*. Cellule initiale de l'archégone (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 15. — *Hylocomium splendens*. Cellule initiale de l'archégone, stade ultérieur. La polarisation de la cellule s'est accentuée (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 16. — *Hylocomium splendens*. Cellule profonde de l'archégone (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 17. — *Hylocomium splendens*. Stade ultérieur de la même cellule (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 18. — *Hylocomium splendens*. Œuf après la séparation de la cellule du canal du ventre (méthode de Regaud ; hématoxyline).

PLANCHE VI

- Fig. 1. — *Mnium punctatum*. Cellule spermatogène. Stade précoce avec chondriocontes (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 2 et 3. — *Mnium punctatum*. Cellules spermatogènes ; deux stades ultérieurs. Les chondriocontes s'égrènent (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 4 à 7. — *Mnium punctatum*. Spermatozoïdes à divers stades évolutifs. Les grains mitochondriaux se condensent en un corps mitochondrial situé à l'extrémité du noyau (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 8. — *Mnium punctatum*. Spermatozoïde. Le corps mitochondrial a sécrété un grain d'amidon à l'une de ses extrémités (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 9. — *Mnium punctatum*. Spermatozoïde jeune. Le corps mitochondrial commence à résorber son grain d'amidon (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).

- Fig. 10 et 11. — *Mnium punctatum*. Spermatide plus âgée. Le grain d'amidon est totalement résorbé (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 12 à 14. — *Mnium affine*. Cellules spermatogènes d'âges divers. Les nucléoles sont fragmentés et diminuent progressivement de volume (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 15 et 16. — *Funaria hygrometrica*. Spermatides présentant un corps mitochondrial amylière (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 17. — *Mnium affine*. Cellule initiale spermatogène (méthode de Bataillon ; safranine + vert Lumière).
- Fig. 18. — *Mnium affine*. Cellule spermatogène, stade ultérieur. On notera la diminution de volume du caryosome (méthode de Bataillon ; safranine + vert Lumière).
- Fig. 19. — *Mnium affine*. Cellule spermatogène se préparant à la mitose. Le volume du caryosome s'accroît (méthode de Bataillon ; safranine + vert Lumière).
- Fig. 20. — *Mnium affine*. Cellule spermatogène. Le caryosome se fragmente en chromosomes (méthode de Bataillon ; safranine + vert Lumière).
- Fig. 21 et 22. — *Mnium affine*. Cellules spermatogènes. Métaphase et anaphase (méthode de Bataillon ; safranine + vert Lumière).
- Fig. 23 et 24. — *Mnium affine*. Cellules spermatogènes appartenant aux dernières générations. Le caryosome diminue et perd sa chromaticité (méthode de Bataillon ; safranine + vert Lumière).
- Fig. 25. — *Mnium affine*. Cellule pariétale de l'anthéridie contenant la spermatide représentée par la figure 24 (méthode de Bataillon ; safranine + vert Lumière).

PLANCHE VII

- Fig. 1. — *Gasterogrimmia crinita*. Cellule de l'axe du gamétophyte au voisinage du placenta (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 2. — *Mnium affine*. Anthéridie jeune. On notera les segments en chevrons successivement détachés de la cellule apicale génératrice (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 3. — *Gasterogrimmia crinita*. Cellule de l'assise superficielle du placenta (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 4. — *Hypnum fluitans*. Cellule de l'axe jeune au voisinage du sommet (méthode de Champy ; sans coloration).
- Fig. 5. — *Hypnum fluitans*. Cellule de l'axe jeune au voisinage du sommet (méthode de Champy ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 6. — *Hypnum fluitans*. Deux cellules profondes de l'axe (méthode de Champy ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 7. — *Mnium punctatum*. Extrémité supérieure d'anthéridie jeune (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).

PLANCHE VIII

- Fig. 1 à 4. — *Mnium punctatum*. Spermatides, après l'apparition de la vacuole érythroophile (observées dans l'eau).
- Fig. 5. — *Mnium punctatum*. Spermatide, après l'apparition de la vésicule amylière (observée dans une solution aqueuse de rouge neutre, salée à 7 p. 1 000).
- Fig. 6. — *Mnium punctatum*. Spermatide à vacuole érythroophile fragmentée (observée dans une solution aqueuse de rouge neutre, salée à 7 p. 1 000).
- Fig. 7 et 8. — *Mnium punctatum*. Spermatide ; la vacuole érythroophile a complètement disparu. La vésicule amylière persiste (observée dans une solution aqueuse de rouge neutre).
- Fig. 9. — *Mnium punctatum*. Spermatozoïde, peu après son évacuation. La vésicule amylière est très distendue et près d'éclater (observé dans une solution aqueuse de rouge neutre).
- Fig. 10 et 11. — *Mnium affine*. Spermatozoïde avant son évacuation. La vésicule amylière est contractée et colorée en vert (observés dans une solution aqueuse de vert Janus salée à 7 p. 1 000).
- Fig. 12 et 13. — *Mnium punctatum*. Spermatide, avant l'apparition de la vésicule amylière (observée dans l'eau iodée).

- Fig. 14. — *Mnium punctatum*. Spermatide, après l'apparition de la vésicule amylière (observée dans l'eau iodée).
 Fig. 15. — *Mnium punctatum*. Spermatozoïde peu avant son évacuation (observé dans l'eau iodée).
 Fig. 16 à 18. — *Polytrichum formosum*. Spermatide après l'apparition de la vacuole érythrophile (observée dans une solution aqueuse de rouge neutre).
 Fig. 19. — *Polytrichum formosum*. Spermatide à vacuoles érythrophiles multiples. La vésicule amylière est apparue (observée dans une solution aqueuse de rouge neutre).
 Fig. 20. — *Polytrichum formosum*. Spermatozoïde jeune. La vacuole érythrophile régresse (observé dans une solution aqueuse de rouge neutre).
 Fig. 21. — *Polytrichum formosum*. Spermatozoïde un peu avant son évacuation. La vacuole érythrophile est fragmentée (observé dans une solution aqueuse de rouge neutre).
 Fig. 22. — *Polytrichum formosum*. Spermatozoïde au moment de son évacuation. La vacuole érythrophile a disparu. La vésicule amylière subsiste (observé dans une solution aqueuse de rouge neutre).
 Fig. 23. — *Funaria hygrometrica*. Spore jeune (observée dans l'eau).
 Fig. 24. — *Funaria hygrometrica*. Spore jeune (après action du sudan lactique, à chaud).

PLANCHE IX

- Fig. 1. — *Funaria hygrometrica*. Cellule du sommet de l'axe archégoniophore (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 2. — *Funaria hygrometrica*. Cellule de la paroi de l'archégone (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 3. — *Funaria hygrometrica*. Cellule profonde de l'archégone (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 4. — *Hylocomium splendens*. Cellule de la paroi de l'archégone (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 5 et 6. — *Funaria hygrometrica*. Cellules de l'archesporium (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 7. — *Gasterogrimmia crinita*. Cellules de l'archesporium (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 8. — *Gasterogrimmia crinita*. Cellule de la columelle (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 9. — *Funaria hygrometrica*. Cellule appartenant à la dernière génération sporogène (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 10. — *Funaria hygrometrica*. Sporogonie (méthode de Bataillon ; safranine + vert lumière).
 Fig. 11. — *Funaria hygrometrica*. Sporogonie en voie de division (méthode de Bataillon ; safranine + vert lumière).
 Fig. 12. — *Funaria hygrometrica*. Spore mûre (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 13 et 14. — *Bryum caespitium*. Spore mûre (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 15. — *Rhynchostegium Megapolitanum*. Extrémité apicale de feuille jeune (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 16. — *Funaria hygrometrica*. Cellule de l'archesporium (méthode de Champy ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 17. — *Funaria hygrometrica*. Cellule de l'archesporium (méthode de Champy ; sans coloration).
 Fig. 18 et 19. — *Mnium affine*. Spermatides (imprégnation urano-argentique de Cajal). Le chondriome est imprégné dans la figure 19.

PLANCHE X

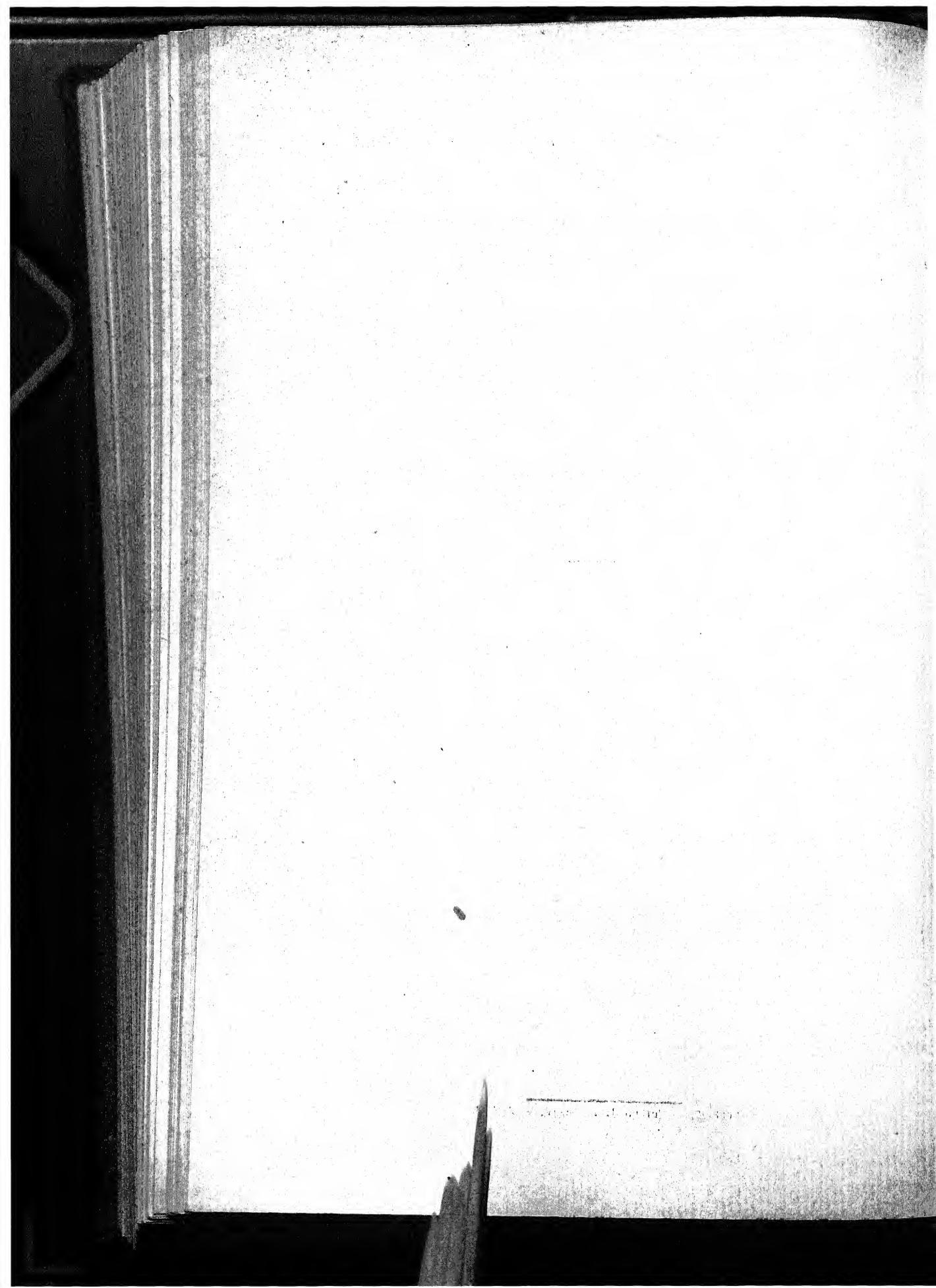
- Fig. 1 et 2. — *Fegatella conica*. Cellules spermatogènes ; divers stades de caryocinèse (méthode de Bataillon ; safranine + vert lumière).
 Fig. 3. — *Pellia Fabroniana*. Deux cellules spermatogènes appartenant aux premières générations (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 4. — *Fegatella conica*. Cellules spermatogènes (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).

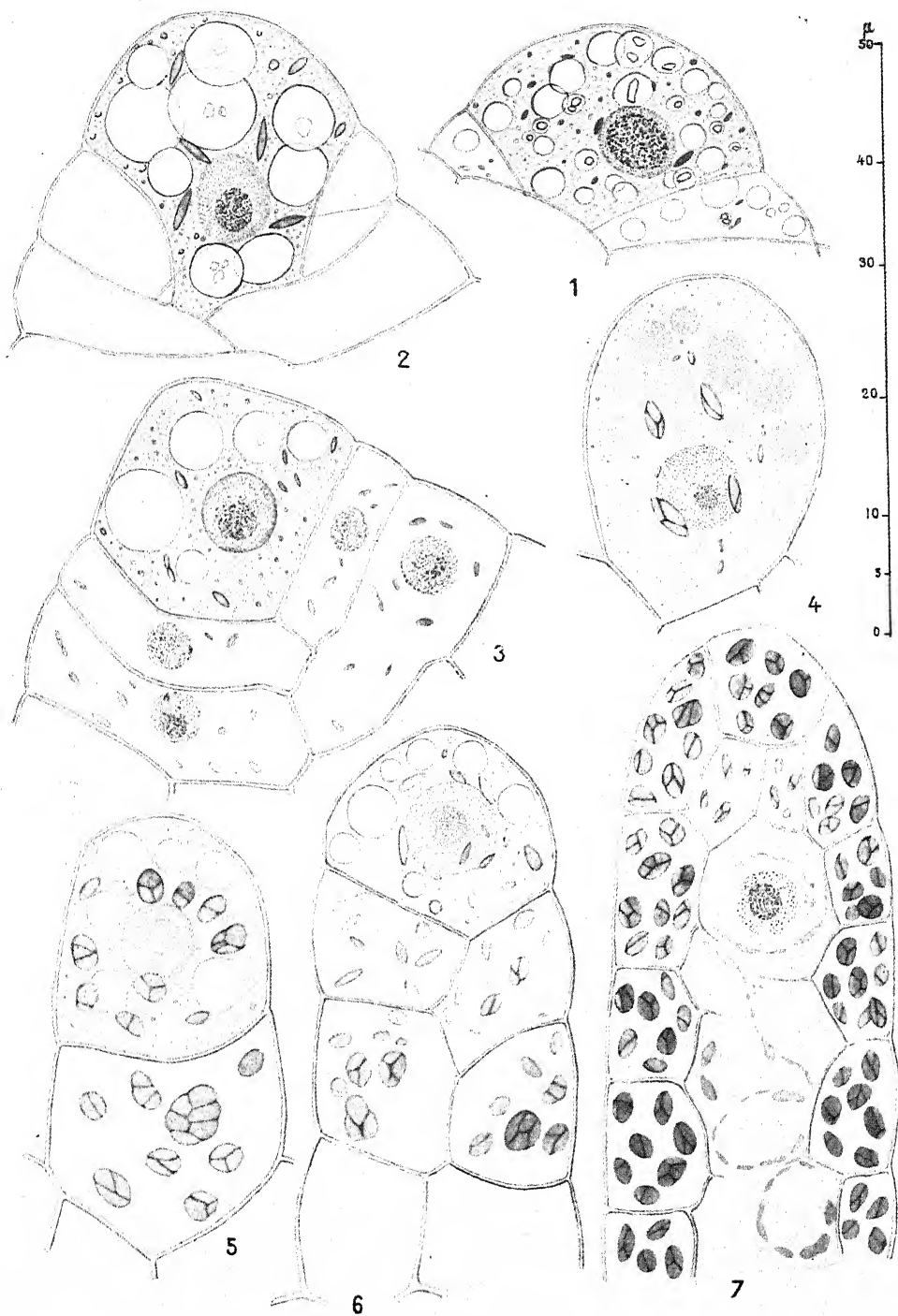
- Fig. 5. — *Pellia Fabroniana*. Cellules spermatogènes de dernière génération (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 6. — *Fegatella conica*. Spermatide vue de face (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 7. — *Fegatella conica*. Une paire de spermatides, vue de profil (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 8. — *Fegatella conica*. Cellules spermatogènes de dernière génération (méthode de Bataillon ; hématoxyline).
- Fig. 9. — *Pellia Fabroniana*. Spermatides vues de profil (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 10 et 11. — *Pellia Fabroniana*. Spermatides ; face et profil du même stade (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 12. — *Pellia Fabroniana*. Spermatides plus évoluées, vues de profil, et correspondant à une coupe optique de la figure 14 (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 13. — *Pellia Fabroniana*. Spermatide, stade ultérieur, vue de face (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 14. — *Pellia Fabroniana*. Vue de face du stade représenté par la figure 12 (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 15. — *Pellia Fabroniana*. Spermatozoïde jeune. Le capuchon fuchsinophile s'est allongé. Le corps mitochondrial s'est réduit (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 16. — *Pellia Fabroniana*. Spermatozoïde voisin de la maturité (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 17. — *Pellia Fabroniana*. Stade analogue à celui que représente la figure 15 (méthode de Regaud ; hématoxyline).
- Fig. 18. — *Marchantia polymorpha*. Cellule de la paroi de l'archégone (méthode de Champy ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 19. — *Fegatella conica*. Cellule spermatogène (méthode de Champy ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 20. — *Fegatella conica*. Cellule spermatogène à un stade antérieur (méthode de Champy ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 21. — *Pellia Fabroniana*. Spermatozoïdes voisins de la maturité (méthode de Champy ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 22. — *Pellia Fabroniana*. Spermatides au stade du corps mitochondrial (méthode de Champy ; fuchsine + vert de méthyle).

PLANCHE XI

- Fig. 1. — *Lunularia cruciata*. Cellule initiale d'archégone après sa première division (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 2 et 3. — *Lunularia cruciata*. Œuf mûr (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 4. — *Lunularia cruciata*. Cellule de la paroi de l'archégone adulte (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 5. — *Lunularia cruciata*. Cellule du massif archégoniophore (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 6. — *Lunularia cruciata*. Œuf jeune (méthode de Champy ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 7. — *Lunularia cruciata*. Œuf âgé, non fécondé, à chondriome vésiculeux (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 8. — *Lunularia cruciata*. Œuf mûr (méthode de Bataillon ; safranine + vert Lumière).
- Fig. 9. — *Lunularia cruciata*. Paroi de l'archégone jeune (méthode de Champy ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 10. — *Hylocomium splendens*. Œuf âgé, à chondriome vésiculeux ; comparer avec la figure 7 (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 11. — *Pellia Fabroniana*. Cellule profonde du sporogone (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 12. — *Pellia Fabroniana*. Cellule superficielle d'un archégone âgé distendu autour

- d'un sporogone en voie d'évolution (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 13. — *Lunularia cruciata*. Cellule du massif archégoniophore (méthode de Champy ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 14. — *Pellia Fabroniana*. Cellule sporogène précoce (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
- Fig. 15. — *Pellia Fabroniana*. Cellule de l'assise superficielle recouvrant la calotte sporogène (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
-

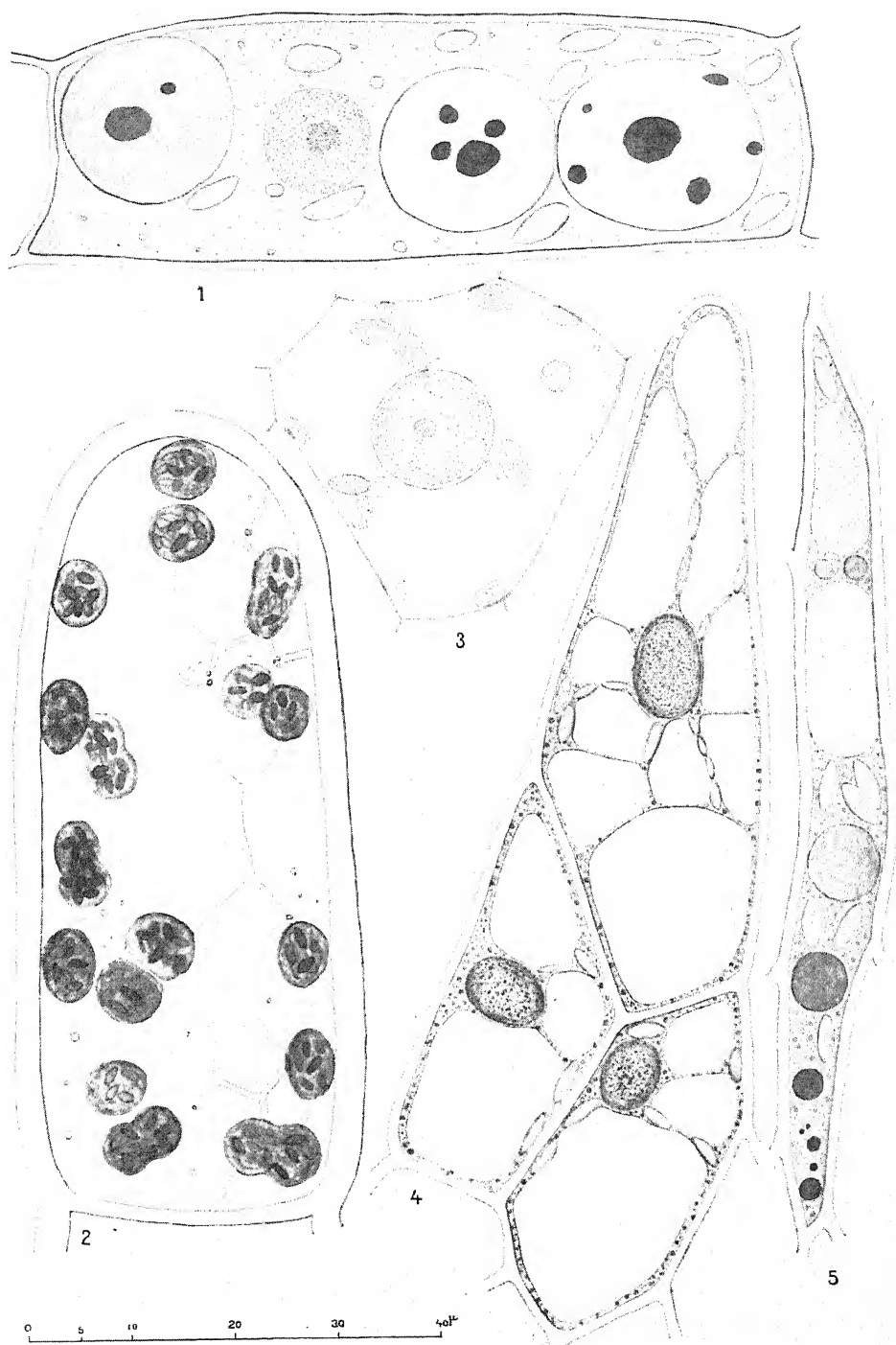




J. Motte, del.

MUSCINÉES

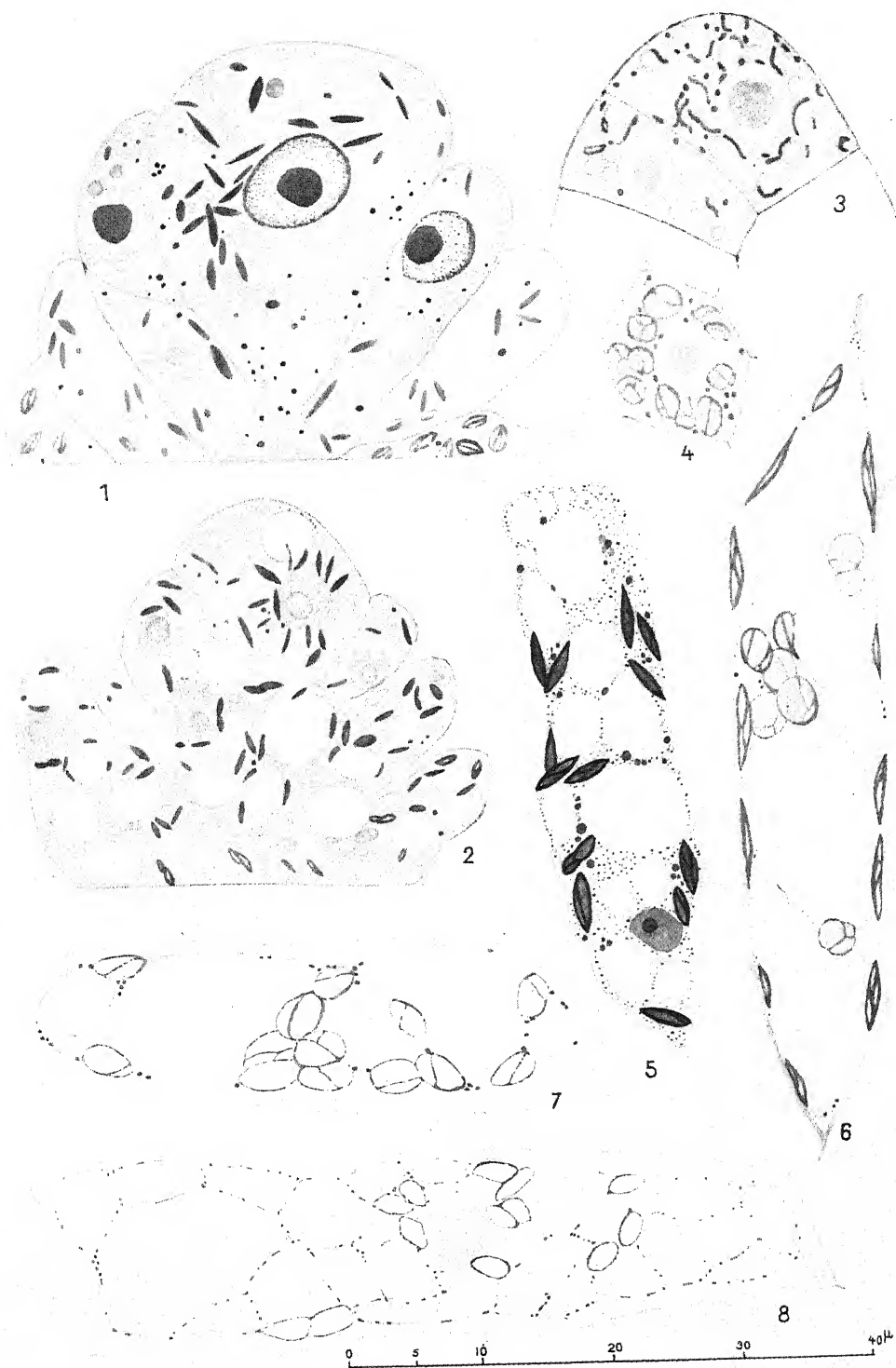
MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS



J. Motte, del.

MUSCINÉES

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS



J. Motte, del.

MUSCINÉES

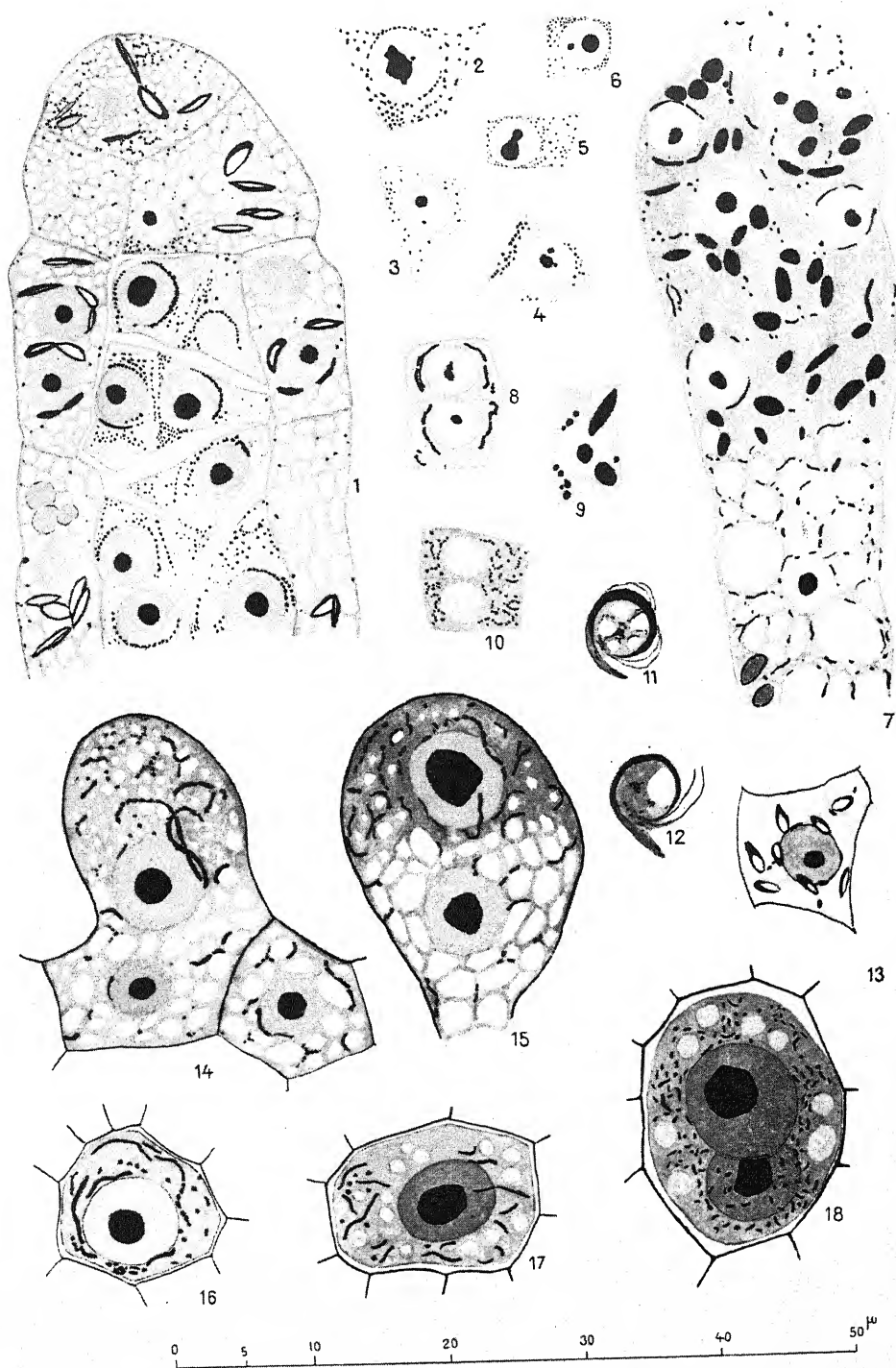
MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS



J. Motte, del.

MUSCINÉES

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

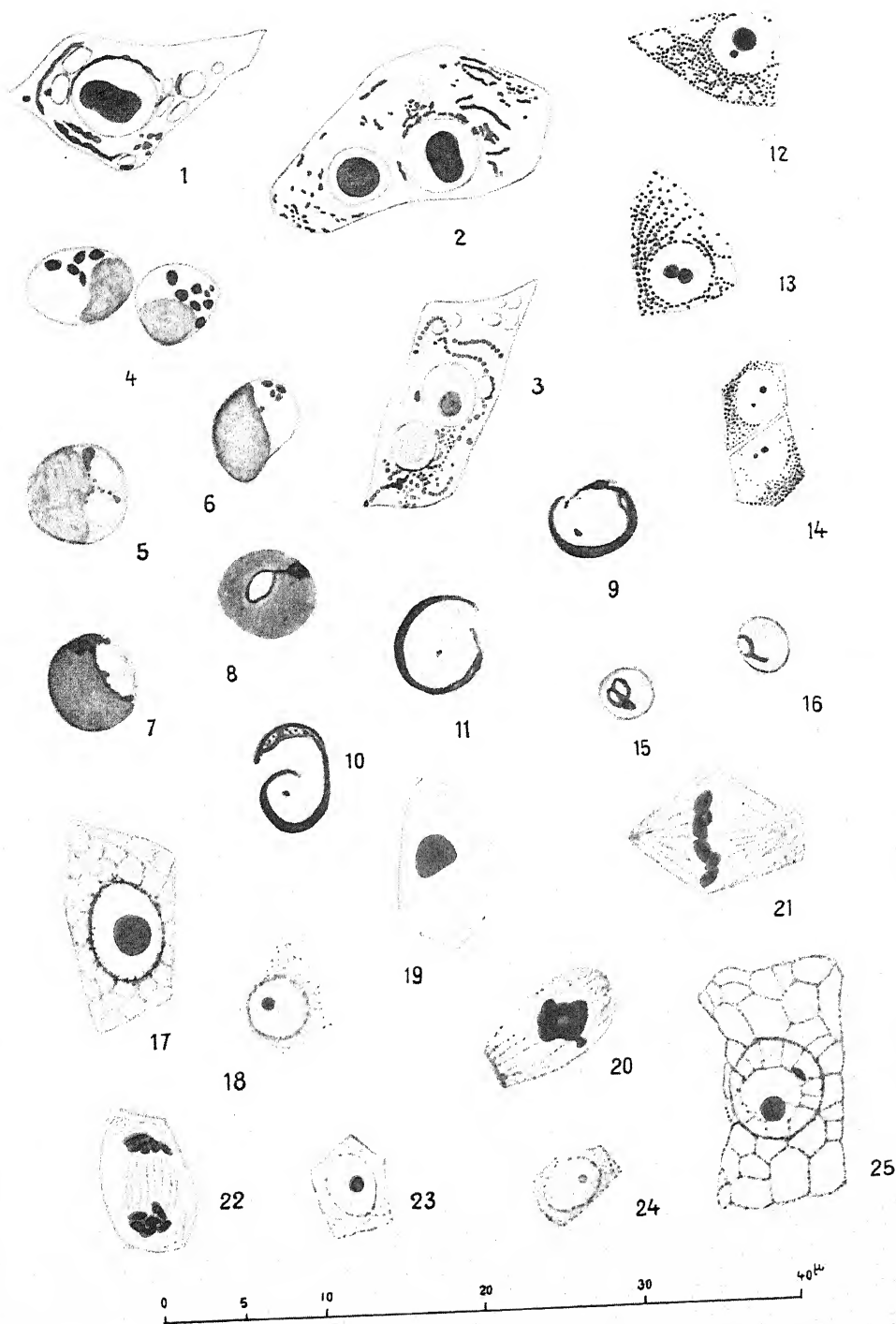


J. Motte, del.

MUSCINÉES

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

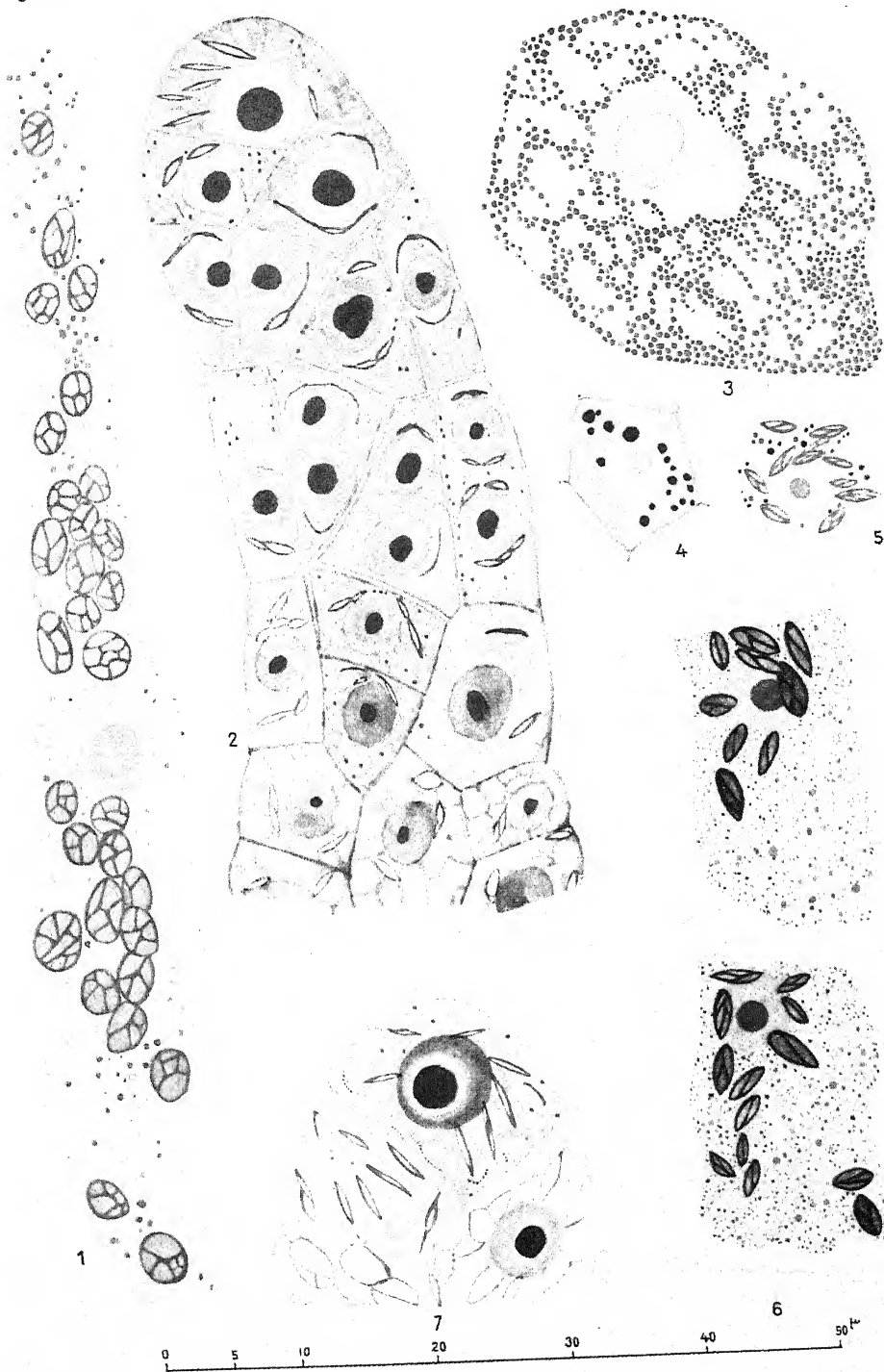




J. Motte, del.

MUSCINÉES

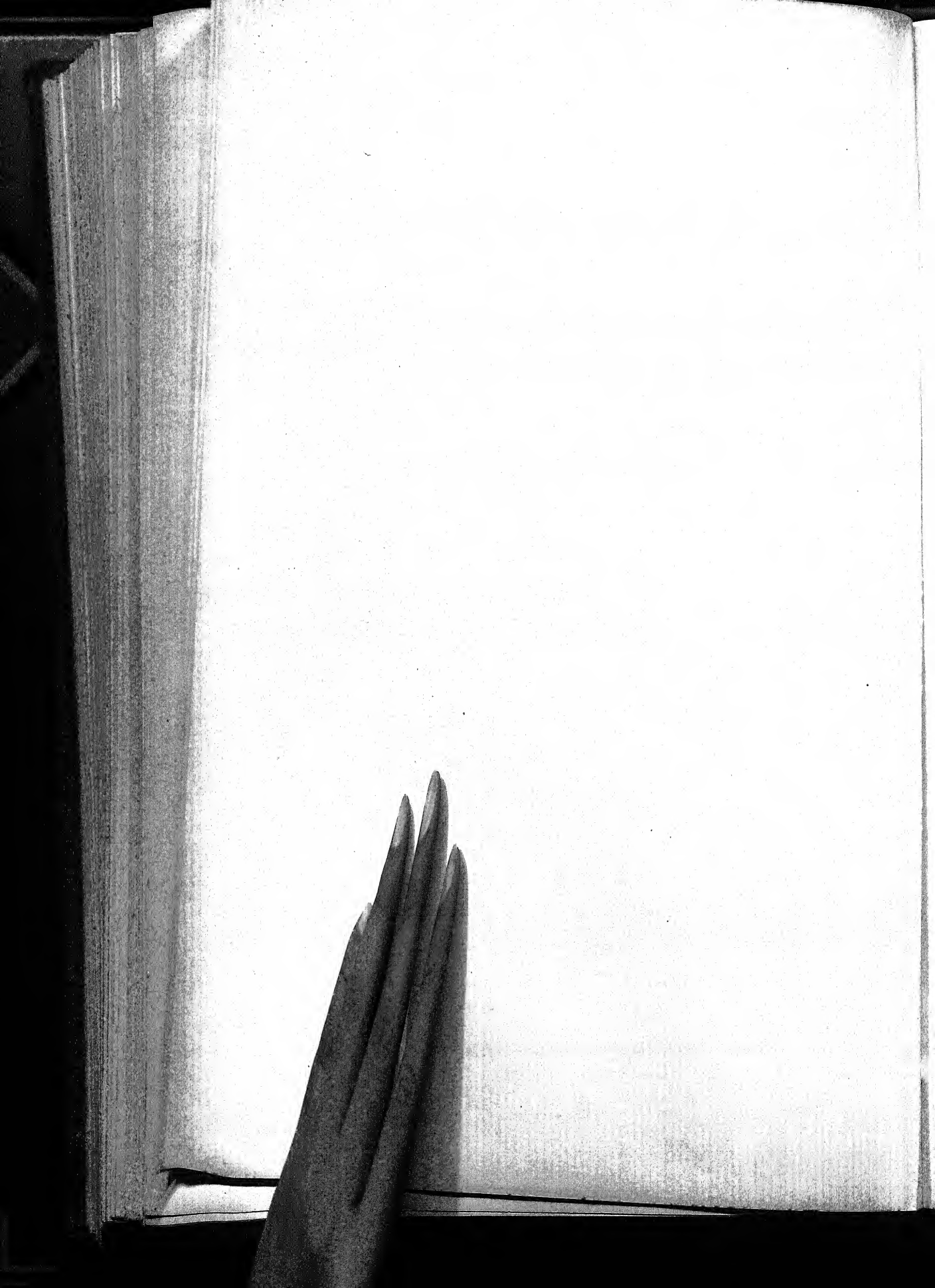
MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

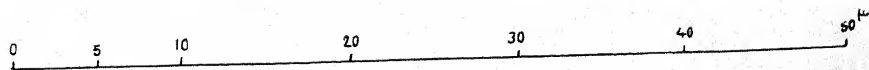
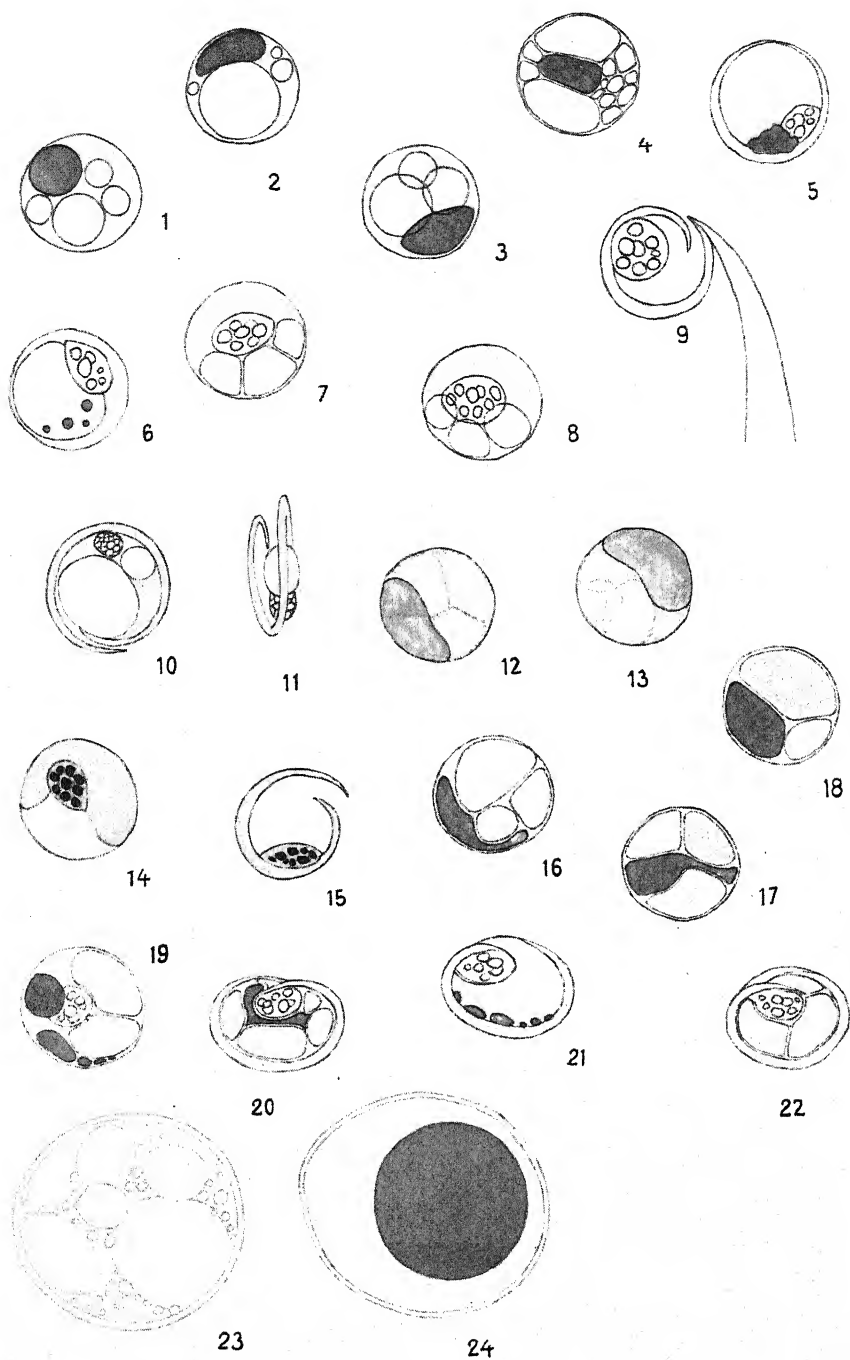


J. Motte, del.

MUSCINÉES

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS



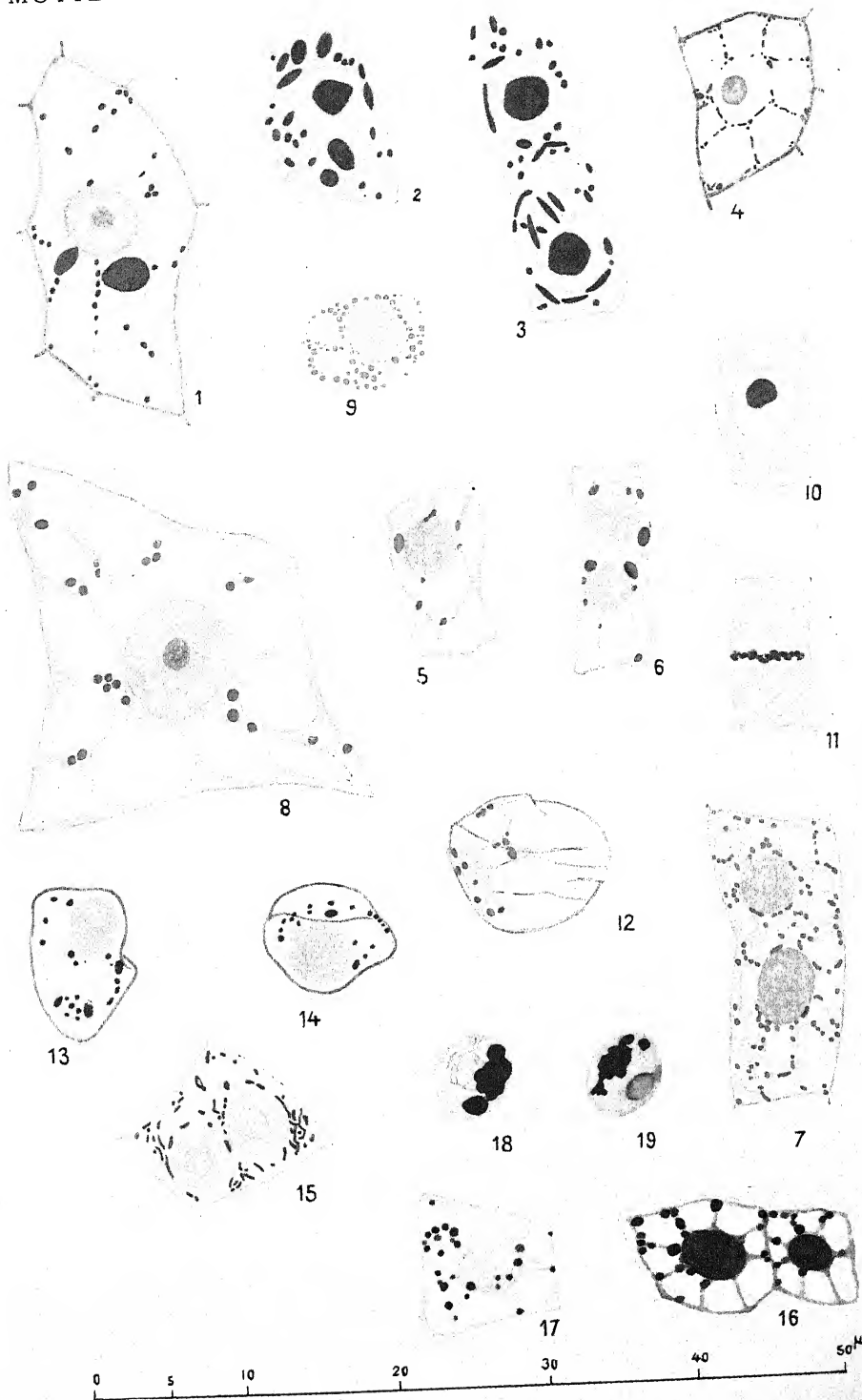


J. Motte, del.

MUSCINÉES

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

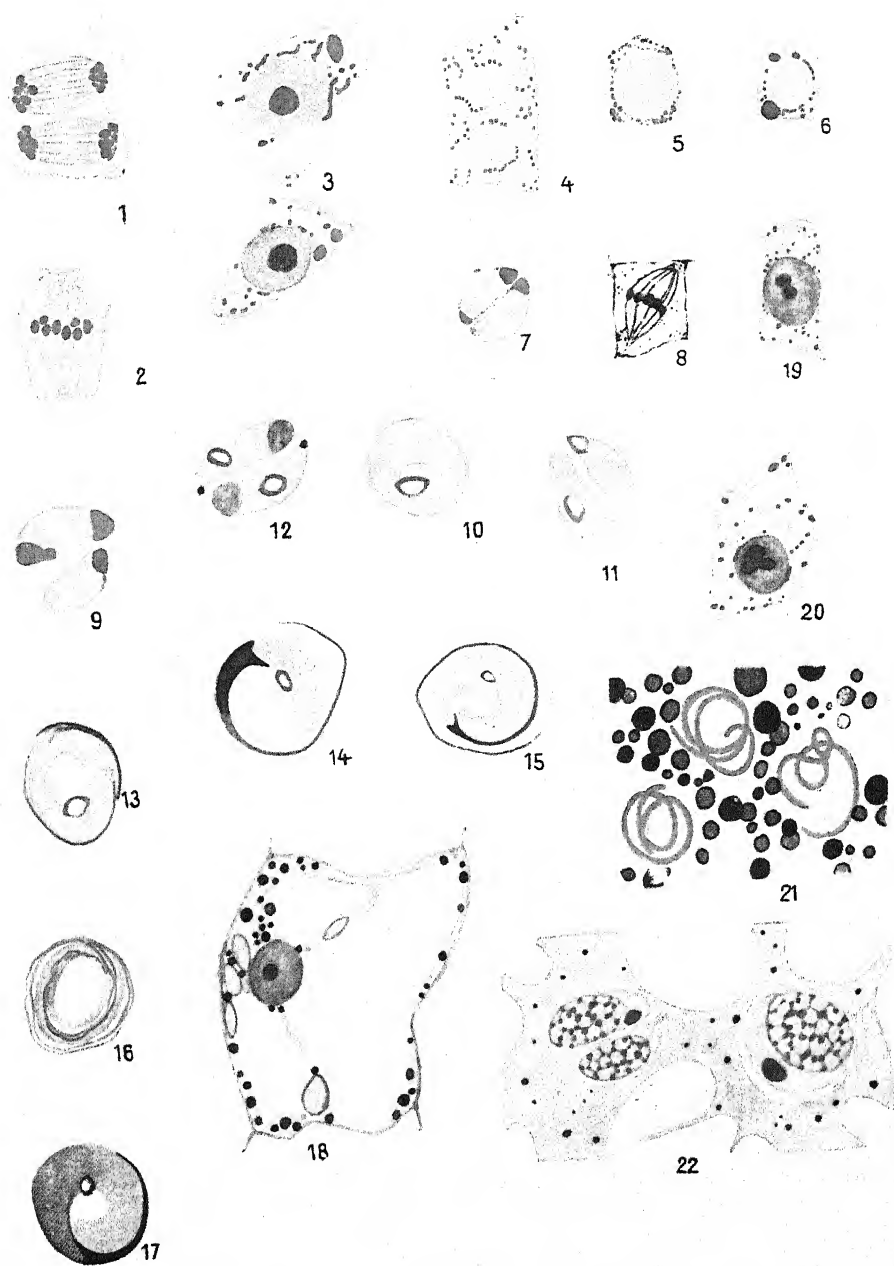




J. Motte, del.

MUSCINÉES

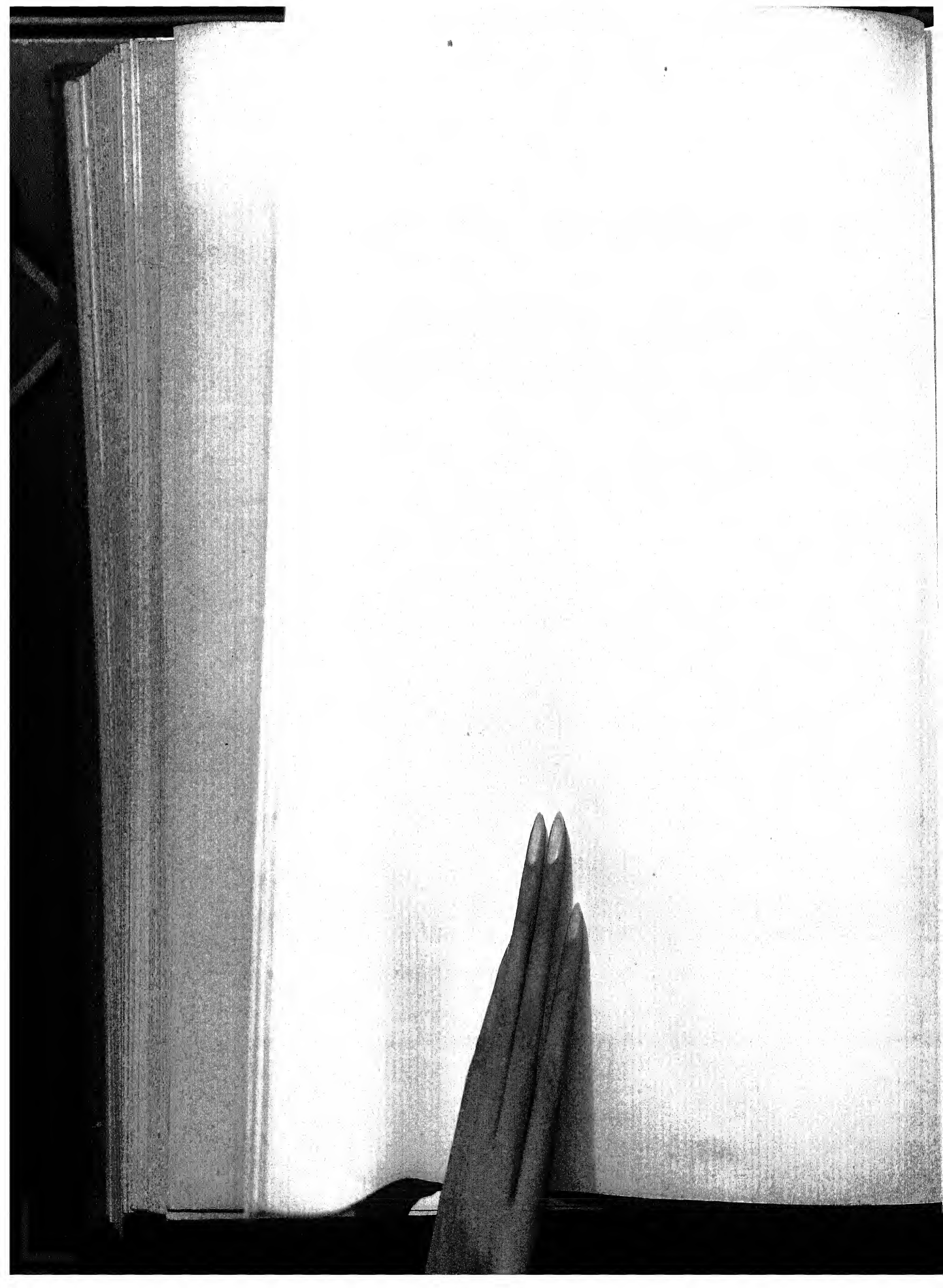
MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

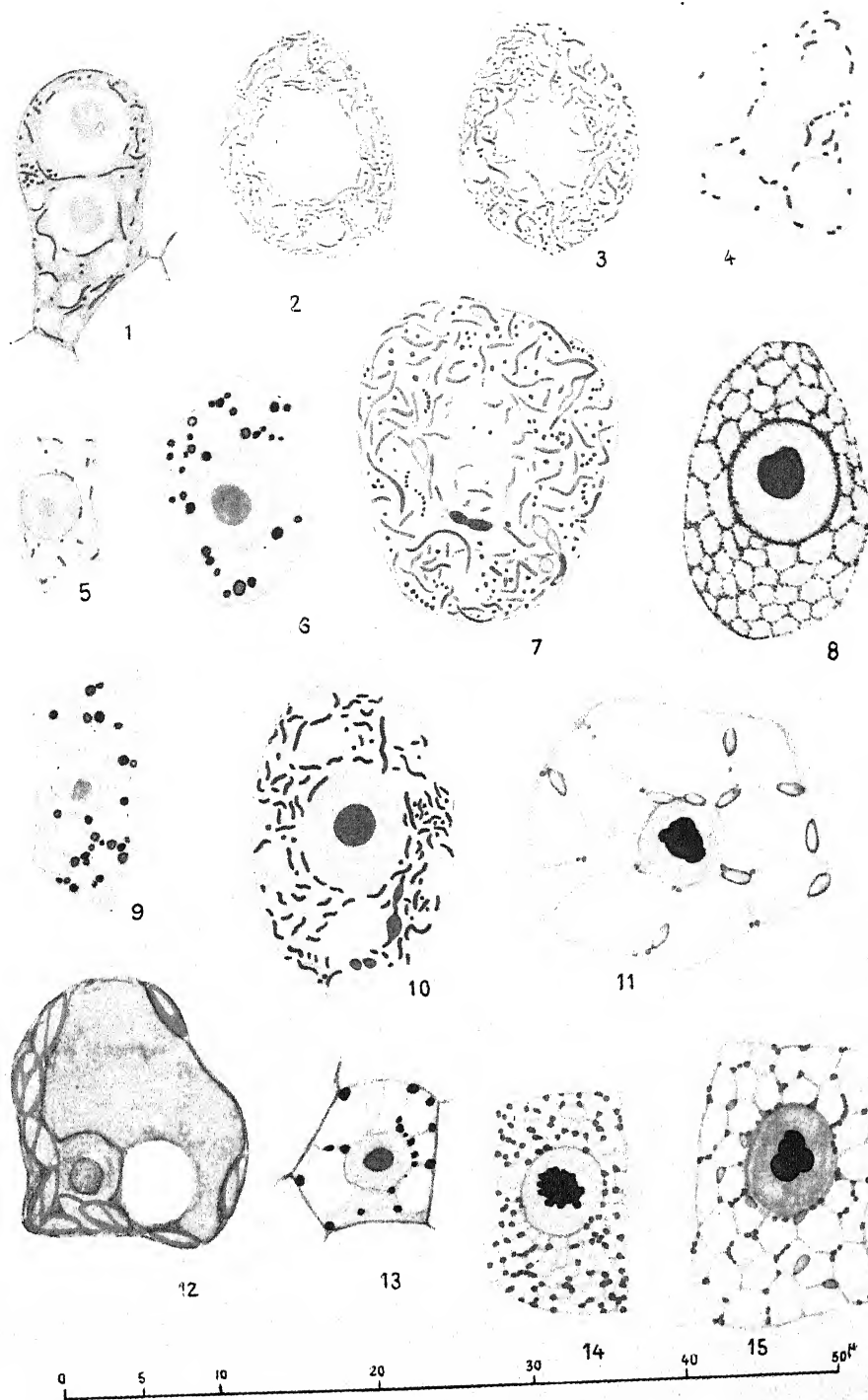


J. Motte, del.

MUSCINÉES

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS





J. Motte, del.

MUSCINÉES

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

ÉTUDES SUR LES GALLES

PRODUITES PAR LE

“ *BACTERIUM TUMEFACIENS* ”

Par J. MAGROU

INTRODUCTION

L'histoire des galles bactériennes désignées sous le nom de *crown gall* (galle du collet) ou cancer des plantes est bien connue depuis les belles recherches d'Erwin F. Smith, qui a isolé le *Bacterium tumefaciens*, agent de la maladie, a reproduit expérimentalement les galles chez un grand nombre d'espèces végétales, en a décrit la structure et l'évolution et a étudié le mode d'action du parasite. Les expériences de Smith ont été reproduites par de nombreux chercheurs, qui, s'ils s'écartent parfois de lui dans l'interprétation de certains points de détail, n'ont jamais manqué de vérifier tous les résultats qu'il avait annoncés. Amené, à la suite de recherches sur la tubérisation, à aborder l'étude des tumeurs des plantes, j'ai obtenu de nombreuses galles par inoculation du *Bacterium tumefaciens* à plusieurs espèces végétales [5, 6]. L'étude histologique de ces tumeurs a permis de préciser quelques points de leur histogenèse et d'établir des homologues entre certaines structures tératologiques communes dans le *crown gall* et des dispositions anatomiques qui existent à l'état normal chez diverses plantes. L'exposé de ces recherches anatomiques forme la première partie de ce mémoire. J'étudierai ensuite la localisation du parasite dans les tumeurs et enfin le mécanisme de l'action cécidogène du *Bacterium tumefaciens*.

CHAPITRE PREMIER

ANATOMIE DU « CROWNGALL »

La structure du *crowngall* a été étudiée, au cours de ces recherches, chez le Soleil (*Helianthus annuus*), la Betterave (*Beta vulgaris*), le *Pelargonium zonale*, la Tomate (*Solanum lycopersicum*), le Ricin (*Ricinus communis*). Nous examinerons l'anatomie des galles bactériennes successivement chez ces cinq espèces de Dicotylédones. Il s'agit, dans tous les cas, de tumeurs expérimentales, obtenues par inoculation de cultures pures de *Bacterium tumefaciens*, sur gélose au bouillon de viande peptoné, âgées de quarante-huit heures. Les inoculations ont été faites, en diverses régions des plantes, par piqûres à l'aide d'une aiguille chargée de germes (1).

I. — « *Helianthus annuus* ».

Anatomie normale de la tige. — La jeune tige de l'*Helianthus annuus* est revêtue d'un épiderme à paroi externe cutinisée, hérissé de poils pluricellulaires. L'écorce est mince, par rapport à la moelle, qui est très développée ; on compte en moyenne quinze assises de cellules corticales, au-dessous de l'épiderme. Les faisceaux libéro-ligneux, disposés en couronne autour de la moelle, sont nombreux, séparés par des rayons médullaires plus étroits que les faisceaux. Chacun d'eux comprend, en moyenne, six à dix files radiales de vaisseaux ligneux enrobés dans un parenchyme formé de petites

(1) La souche bactérienne inoculée provenait des collections de l'Institut Pasteur ; elle avait été isolée primitivement du Houblon. Elle a été utilisée soit directement, soit après passage par une plante sensible (Betterave, *Pelargonium* ou Tomate).

cellules. Entre le bois et le liber, se trouve une assise de petites cellules aplaties, fonctionnant comme assise génératrice. En dehors du cercle fibro-vasculaire, et faisant face aux faisceaux, sont disposés des îlots de sclérenchyme. La moelle est formée de cellules plus grandes que les cellules corticales.

Le parenchyme cortical renferme des canaux sécréteurs, généralement interposés aux îlots de fibres péricycliques.

Structure des tumeurs ; stèles surnuméraires. — L'étude de tumeurs provoquées par plusieurs piqûres faites autour de la tige avec une aiguille chargée de *B. tumefaciens*, et examinées deux mois environ après l'inoculation, montre une perturbation profonde de la disposition anatomique normale. Cette perturbation porte sur l'écorce, sur le cercle fibro-vasculaire et, généralement, mais non constamment, sur la moelle. Nous allons voir, d'ailleurs, que les néoformations qui apparaissent dans l'écorce et dans la moelle sont d'origine cambiale et sont, par conséquent, des dépendances du cylindre fibro-vasculaire.

Dans l'écorce de la tumeur, on observe, enclavées dans le parenchyme normal formé de grandes cellules vacuolaires, des îlots néoplasiques constitués par de petites cellules à protoplasme dense, mêlées d'éléments vasculaires. Parfois, ces deux sortes d'éléments ont une disposition désordonnée, mais plus souvent ils se groupent suivant une architecture régulière, qui reproduit la structure du cylindre central normal ; les cellules embryonnaires, en voie de prolifération, forment un cambium circulaire en dedans duquel se différencient des faisceaux ligneux, tandis que des faisceaux libériens se forment extérieurement. Au centre se trouve un parenchyme de type médullaire. Il se constitue donc dans l'écorce de véritables stèles surnuméraires, pourvues d'une assise génératrice et de faisceaux libéro-ligneux à disposition normale. On observe d'ailleurs des intermédiaires entre ces stèles parfaitement constituées et les îlots néoplasiques intracorticaux à disposition désordonnée. Ces derniers représentent vraisemblablement des stèles dont l'architecture typique a été troublée par des distorsions provenant de la prolifération exubérante des cellules néoplasiques.

Des stèles surnuméraires existent fréquemment aussi dans la moelle ; comme les stèles intracorticales, elles comprennent un cambium, du bois et du liber. Mais ces divers éléments affectent constamment, dans les stèles intramédullaires, une disposition exactement inverse de la disposition normale. Les faisceaux ligneux, en effet, s'y différencient à l'extérieur

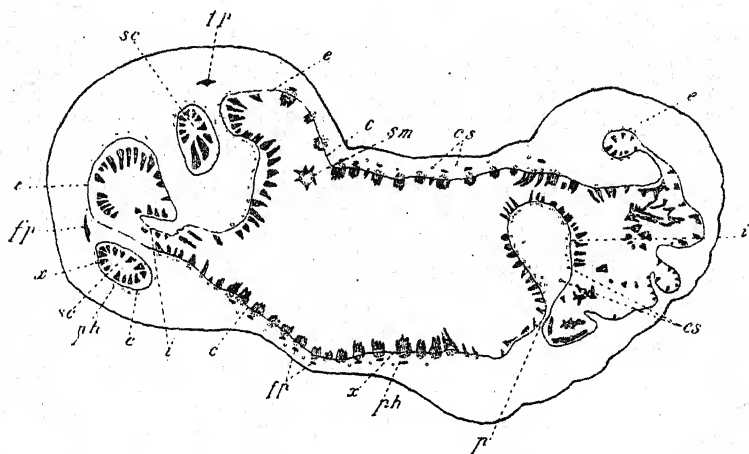


Fig. 1. — Coupe transversale d'une tumeur de la tige, provoquée chez le Soleil (*Helianthus annuus*) par l'inoculation du *Bacterium tumefaciens* (figure schématique). Remarquer la forme sinuée de l'assise génératrice, représentée par un trait continu *c*, qui dessine des évaginations intracorticales *e* et des invaginations intramédullaires *i*. Les faisceaux ligneux *x* sont représentés par des hachures, les faisceaux libériens *ph* par un pointillé ; *sc*, stèles intracorticales à polarité normale (bois interne *x* et liber externe *ph* séparés par le cambium *c*) ; *sm*, stèle intramédullaire à polarité renversée (bois externe et liber interne). En *i*, stèle intramédullaire à bois externe et à liber interne, encore rattachée à l'anneau fibro-vasculaire normal par un étroit pédicule *p*. A la partie droite de la figure, région atypique de la tumeur, avec distorsion des vaisseaux ; *cs*, canaux sécréteurs ; *fp*, flots de fibres péricycliques.

de l'assise génératrice, tandis que les faisceaux libériens se forment à l'intérieur de cette dernière. Le centre de la stèle est occupé par un parenchyme que l'on pourrait prendre à première vue pour une moelle, mais qui est en réalité homologue d'une écorce ; on y retrouve, en effet, dans les cas les plus typiques, des canaux sécréteurs semblables à ceux de l'écorce normale.

Les stèles surnuméraires du *crowngall* ont été observées et minutieusement décrites par Erwin Smith chez diverses plantes. Dans une tige de Tabac inoculée avec le *B. tumefaciens*, Smith a obtenu la formation d'une stèle englobée dans

le parenchyme cortical, près de la surface de la tige, et donnant de place en place, sur cinq nœuds et entre-nœuds, une trentaine de petites tumeurs secondaires [17]. Cette stèle intracorticale offrait de façon typique la structure d'un cylindre central de tige. Elle comprenait un bois central, découpé en faisceaux par des rayons médullaires, au delà duquel se trou-

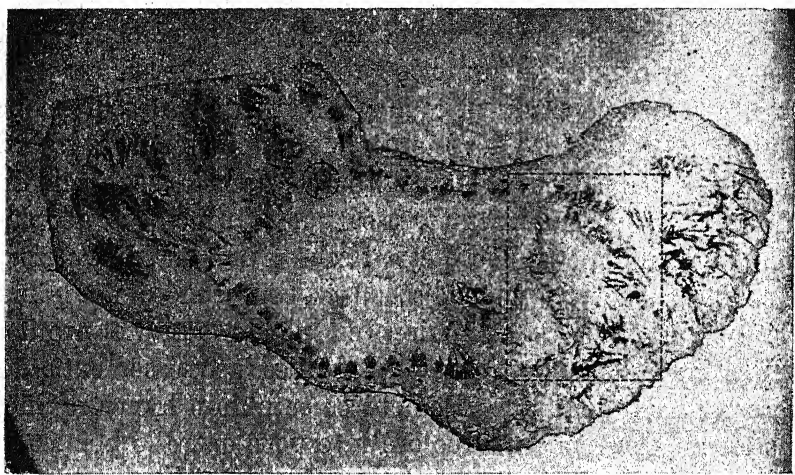


Fig. II. — Photomicrographie de la coupe représentée schématiquement par la figure I. Le rectangle et le cercle pointillés encadrent les régions représentées à de plus forts grossissements dans la planche I. (Cliché S. Tallard.) Gr. = 4,3.

vait une assise génératrice circulaire, entourée par un cylindre de liber contenant des tubes criblés bien développés.

Plus récemment, dans des tiges d'*Helianthus annuus* inoculées avec le *B. tumefaciens*, Smith a observé, au centre de la moelle, une seconde tige pourvue d'un cylindre fibro-vasculaire composé de xylème, de cambium et de liber [21]. Il avait antérieurement obtenu le même phénomène chez des Ricins (*Ricinus communis*) inoculés non plus avec le *B. tumefaciens*, mais avec une substance chimique (solution à 5 p. 100 de phosphate monobasique d'ammonium) [18]. Mais, dans ce cas, les stèles intramédullaires avaient une polarité renversée ; leurs faisceaux ligneux se trouvaient *en dehors* de l'assise génératrice, tandis que leur liber s'était développé *en dedans* de cette dernière. D'ailleurs, Smith avait figuré antérieurement, chez des *Chrysanthemum frutescens* inoculés avec le *B. tume-*

faciens, des stèles intramédullaires présentant la même disposition [16]. Le renversement de la polarité normale des faisceaux paraît donc caractéristique des stèles intramédullaires du *crowngall*, quelle que soit l'espèce végétale affectée par la tumeur. Nous la retrouverons, au cours de cette étude, chez la Tomate et le Ricin aussi bien que chez le Soleil.

L'étude des modifications qui se produisent dans le cylindre fibro-vasculaire, sous l'influence de l'agent cécidogène, fait comprendre le mode de formation de ces singulières anomalies. Cette influence se traduit par une accélération des divisions cellulaires dans l'assise génératrice, accompagnée d'un retard dans la différenciation. Il en résulte que, dans les segments du cylindre fibro-vasculaire intéressés par le processus néoplasique, le cambium, au lieu d'être formé d'une ou deux assises de cellules, s'accroît en épaisseur et comprend un nombre indéterminé d'assises cellulaires en pleine activité prolifératrice. Sur les coupes, aux plus faibles grossissements du microscope, on distingue aisément ce cambium hypertrophié, sous forme d'un ruban surcoloré interposé entre le bois et le liber.

L'accroissement en épaisseur du méristème cambial résulte d'un excès de cloisonnements dans le sens tangentiel. Par contre, les cloisonnements en surnombre dans le sens radial ont pour effet d'accroître la longueur de l'anneau de cambium, qui, gêné dans son développement, ne peut rester circulaire, mais est contraint de prendre une forme sinueuse, et de dessiner des évaginations qui font saillie dans l'écorce, et des invaginations qui s'avancent dans la moelle (fig. I et II). L'assise génératrice ainsi déformée continue à fonctionner comme à l'ordinaire, produisant du bois en dedans et du liber en dehors. Il en résulte qu'au niveau d'une évagination de ce cambium sinueux les faisceaux libériens seront situés sur la convexité de la courbure, tandis que les faisceaux ligneux en occuperont la concavité (fig. I, *e*); l'inverse se produira au niveau d'une invagination ou sinuosité à concavité externe: ici les faisceaux libériens se logeront dans la concavité de la courbure, alors que le bois en occupera la convexité (fig. I, *i*). Que les deux bords de la gouttière ainsi constituée viennent à

se rapprocher, puis à se rejoindre, il en résultera l'isolement, au sein du parenchyme médullaire, d'une stèle à bois externe et à liber central (fig. I, *sm*, et Pl. I). S'il s'agit, au contraire, d'une gouttière à concavité interne, faisant saillie dans l'écorce, le rapprochement et la fusion de ses deux bords donneront naissance à une stèle intracorticale à bois interne et à liber externe (fig. I, *sc*).

Il est facile de suivre le processus sur les coupes en série.

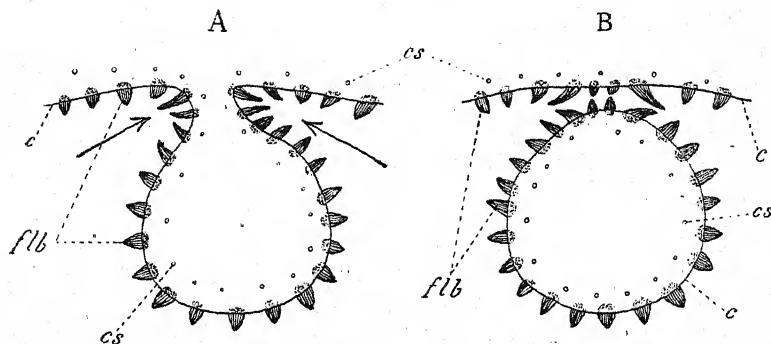


Fig. III. — Schéma montrant la formation d'une stèle intramédullaire. En A, invagination intramédullaire de l'anneau fibro-vasculaire de la tige. Les deux bords de l'isthme qui rattache l'invagination à l'anneau vasculaire normal se rapprochent dans le sens indiqué par les flèches et arrivent à se joindre. En B, la jonction est accomplie; l'isthme est supprimé et l'invagination est transformée en un anneau fibro-vasculaire complet, isolé dans la moelle et présentant un liber interne et un bois périphérique; *c*, assise génératrice; *flb*, faisceaux libéro-ligneux (le liber en pointillé, le bois en hachures); *cs*, canaux sécréteurs.

Soit une coupe montrant une sinuosité de l'anneau vasculaire à concavité externe et à convexité refoulant le parenchyme médullaire (fig. III, A). La gouttière ainsi constituée est rattachée à l'anneau vasculaire normal par un isthme dont l'axe, formé de parenchyme cortical, est doublé de dedans en dehors par du liber, du cambium et du bois (fig. III, A et Pl. II, A). Dans la série des coupes voisines, on verra cet isthme se rétrécir progressivement, puis s'étrangler, par jonction des deux bords de la gouttière. Dès lors, il n'y aura plus un seul anneau libéro-ligneux sinueux et continu, mais deux anneaux concentriques et indépendants dont l'un sera en quelque sorte l'image intervertie de l'autre (fig. III, B, et Pl. II, B). Par là s'explique le renversement de polarité qui semble se produire dans les stèles intramédullaires, et qui n'est qu'une apparence trompeuse, résultant des plissements du cambium.

Les stèles surnuméraires en anatomie normale. — De semblables anomalies de structure, qui, dans le *crowngall*, sont d'origine parasitaire, ont leur équivalent dans l'anatomie normale de certaines plantes. L'existence de faisceaux intracorticaux à bois central et à liber externe, et surtout de stèles intramédullaires à bois périphérique et à liber central, connue depuis longtemps dans divers groupes, avait semblé incompréhensible aux anatomistes, jusqu'au jour où G. Dutailly [1] a réussi à expliquer la genèse de ces structures insolites. Leur développement, comme nous allons le voir, est exactement le même que celui des formations pathologiques correspondantes observées dans le *crowngall*.

Chez diverses Crucifères (Chou cabus, Raifort), on peut voir, dans la moelle, des faisceaux intramédullaires à liber central et à bois périphérique, qui tantôt sont reliés au cylindre libéro-ligneux extérieur, tantôt sont sans connexions avec lui. Dutailly fait comprendre leur formation par la comparaison suivante : « Supposons un instant, dit-il, que le cylindre libéro-ligneux soit élastique et que l'on applique sur lui une pointe quelconque qui le fasse pénétrer dans la moelle, de dehors en dedans, comme une sorte de doigt de gant. Le liber comprimé sera au centre des tissus refoulés ; la couche génératrice l'enveloppera et le bois les revêtira l'un et l'autre d'un manchon continu. Sans doute, les faits ne se passent pas comme nous venons de le dire ; il n'y a pas refoulement intérieur des faisceaux, puisque les faisceaux se forment sur place. Mais nous croyons que la supposition que nous venons de faire est de nature à rendre plus facilement compréhensible l'organisation d'une plante dans laquelle rien ne faisait supposer, au premier abord, une structure tellement en dehors de tout ce que l'on connaissait jusqu'ici. »

Les faisceaux intramédullaires du Ricin n'ont pas une autre origine. Ils existent en grand nombre dans l'inflorescence et dans les entre-nœuds situés immédiatement au-dessous, et sont homologues des faisceaux qui forment les diaphragmes correspondant aux nœuds de la portion végétative de la tige. Ils se composent, dit Sachs, d'un même faisceau axile de liber, entouré par un étui de bois dont les cellules sont disposées en

séries rayonnantes. Voici comment Dutailly explique leur formation : « Sur une coupe de l'entre-nœud pratiquée à 3 centimètres environ du diaphragme, on aperçoit, entre deux gros faisceaux caulinaires, un petit faisceau libéro-ligneux qui n'a que deux vaisseaux. Un peu plus haut, on voit une sorte de pli se former au niveau de ce faisceau, qui se déprime suivant sa longueur, pour constituer une gouttière à concavité extérieure. Dans cette concavité se place le liber, tandis que le bois s'étale sur la convexité...

... On voit bientôt la gouttière s'accroître, et une partie du petit faisceau passer décidément dans la moelle. A mesure qu'il monte vers le diaphragme, la gouttière se creuse de plus en plus, le liber s'enfonce dans l'intérieur du tissu ligneux et, finalement, ce dernier l'enveloppe plus ou moins complètement, en prenant, sur une section transversale, l'aspect d'un anneau souvent assez régulier. »

Dutailly explique de même la formation des faisceaux étoilés intramédullaires de certaines Rhubarbes telles que le *Rheum officinale*. Pour la comprendre, dit-il, « il faut supposer, comme pour le Ricin, le Raifort, que le cylindre fibro-vasculaire normal a été comme repoussé par places, de dehors en dedans, de manière à constituer à l'intérieur de la tige des sortes de doigts de gant. Le liber, qui était d'abord extérieur, devient intérieur, et le bois reste à la périphérie. Les faisceaux diaphragmatiques sont constitués par ces faisceaux normaux en quelque sorte refoulés vers l'intérieur, et ils ont, par conséquent, leur bois à la périphérie, tandis que le liber occupe l'axe même du tissu ligneux.

« Ainsi, les faisceaux ne sont que des diverticules intérieurs du système libéro-ligneux périphérique, des espèces de culs-de-sac dépendant de ce système. Leur liber axile se met en relation directe avec le liber des faisceaux périphériques, et leur bois se rattache pareillement au bois de ces mêmes faisceaux. Enfin, chacun des faisceaux du système intramédullaire s'accroît par l'intermédiaire de sa couche génératrice dont l'activité persiste assez longtemps (tandis que, chez les Ricins annuels, l'activité de la couche génératrice s'éteint de très bonne heure). D'où l'épaisseur considérable

des souches de Rhubarbe pourvues de plusieurs systèmes de faisceaux intramédullaires. »

« Ce qui se passe dans ces cas (Chou cabus, Raifort, Ricin, Rhubarbe) est tout à fait l'inverse, dit encore Dutailly, de ce que l'on observe dans la tige de certaines Sapindacées. Chez ces dernières, un certain nombre de faisceaux libéro-ligneux, après avoir, au niveau du point d'insertion du rameau sur l'axe principal, fait partie du cercle fibro-vasculaire normal de ce rameau, se dévient vers l'extérieur comme s'ils se disposaient à pénétrer dans une feuille, puis replient leurs bords vers l'intérieur et figurent alors une sorte de gouttière dans la concavité de laquelle est le bois, gouttière dont les deux bords se rapprochent bientôt et se réunissent pour constituer finalement un faisceau cylindrique dont le bois est au centre et le liber à la périphérie. Tandis que, dans les Sapindacées, les faisceaux en question se dévient extérieurement, dans le Ricin ils se déjettent vers l'intérieur et pénètrent au cœur même du cylindre libéro-ligneux. Il en résulte que si, dans les faisceaux extérieurs les Sapindacées, le liber est à la périphérie, il doit être au centre dans les faisceaux intérieurs du Ricin, et que, si le bois est au pourtour de ces derniers, il ne peut être qu'au centre des faisceaux à section circulaire des Sapindacées. »

On pourrait appliquer textuellement cette description aux stèles surnuméraires du *crowngall*, et la transposer en ces termes : « Les stèles intracorticales du *crowngall* proviennent de faisceaux qui se dévient extérieurement les ; stèles intramédullaires proviennent de faisceaux qui se déjettent vers l'intérieur et pénètrent au cœur même du cylindre libéro-ligneux. Il en résulte que si, dans les stèles intracorticales, le liber est à la périphérie, il doit être au centre dans les stèles intramédullaires et que, si le bois est au pourtour de ces dernières, il ne peut être qu'au centre des stèles intracorticales. »

M. Vuillemin [23, 24] a signalé, dans des broussins d'*Eucalyptus amygdalina* attribués à l'*Ustilago vriesana*, des phénomènes d'invagination très comparables à ceux qui aboutissent à la formation des stèles intramédullaires, mais plus complexes encore, car ils portent non seulement sur les éléments

du cylindre fibro-vasculaire, mais sur des rameaux entiers. Dans ces cas, l'hyperplasie du bois secondaire du tronc avait englobé les bourgeons adventifs nés sous la même influence irritante. « Ceux-ci, écrit M. Vuillemin, au lieu de s'allonger librement au dehors, avaient été retournés pour ainsi dire par suite de leur concrescence avec la néoplasie, leur base étant progressivement entraînée vers la périphérie de la tumeur. On avait ainsi des rameaux invaginés, formés de canaux tortueux garnis de rudiments foliaires et autour desquels le bois de la tumeur se contournait en élégantes madrures. »

Structure comparée des tumeurs végétales et animales. —

Le renversement apparent de polarité qui caractérise les stèles intramédullaires du *crown gall* est à rapprocher, d'autre part, de certains processus communs dans les cancers règne animal, dans les cancers de l'épithélium épidermique en particulier. Ces tumeurs se développent aux dépens de l'assise la plus profonde de l'épithélium stratifié de l'épiderme, nommée pour cette raison assise basale. L'assise basale ou germinative, par suite de sa prolifération exagérée, est gênée dans son développement et ne peut conserver sa forme normale. Elle dessine des invaginations qui pénètrent dans le derme sous-jacent et qu'un pédicule plus ou moins étroit rattache à l'épiderme. Que ce pédicule vienne à s'étrangler, il en résultera la formation d'un massif épithélial isolé en plein tissu conjonctif. Ce massif est limité extérieurement par l'assise germinative qui continue à fonctionner, donnant naissance à des éléments qui se différencient en direction centripète et acquièrent les caractères de cellules épidermiques adultes. Au stade ultime de leur évolution, ces cellules se kératinisent et se transforment en squames cornées, qui, tassées au centre du massif épithélial, s'imbriquent à la manière des écailles d'un bulbe d'oignon et constituent un globe corné. Ce globe, situé profondément au centre du massif épithélial, est l'homologue de la couche cornée superficielle de l'épiderme normal, tandis que l'assise germinative, qui, normalement, constitue la couche la plus profonde de l'épiderme, occupe la périphérie du massif. Il y

a donc bien, dans ces formations, un renversement de la polarité normale des éléments anatomiques, mais ce renversement de polarité n'est qu'apparent et s'explique par les

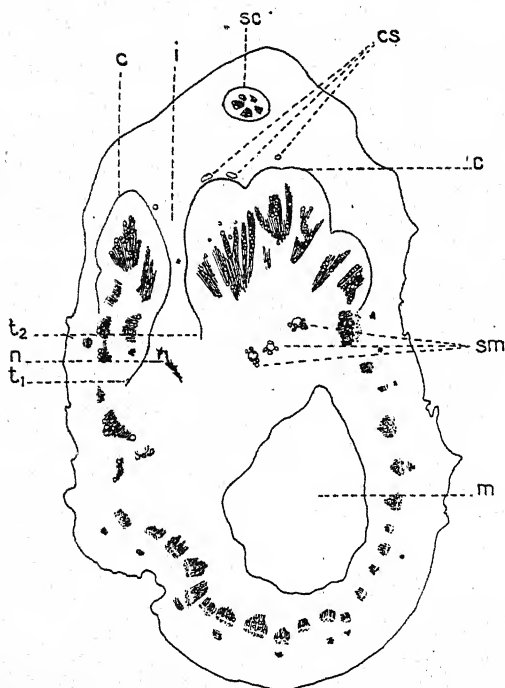


Fig. IV. — Coupe dans une tumeur de la tige d'*Helianthus annuus*, un mois après l'inoculation (figure schématique). *c*, cambium hypertrophié ; *i*, invagination de l'assise génératrice ; *n*, débris cellulaires nécrosés marquant le trajet de l'inoculation ; *t*₁, *t*₂, tronçons de l'assise génératrice, rompue par la piqûre ; *sc*, stèle intracorticale à bois central ; *sm*, stèles intramédullaires à bois périphérique ; *cs*, canaux sécréteurs ; *m*, cavité médullaire. Gr. = 11.

plissements et les invaginations que subit l'assise germinative. Une telle convergence dans l'histogenèse des tumeurs des deux règnes fournit un nouvel argument en faveur de l'homologie du *crowngall* et du cancer de l'Homme et des animaux.

Histogenèse des tumeurs. — L'étude de tumeurs jeunes permet de suivre les étapes des plissements du cambium, qui aboutissent à la formation des stèles surnuméraires. Lors de l'inoculation, l'aiguille chargée de germes que l'on enfonce dans la tige joue le

rôle de la pointe que l'on appliquerait, selon la comparaison de Dutailly, sur le cylindre libéro-ligneux de manière à le faire pénétrer dans la moelle, de dehors en dedans, comme une sorte de doigt de gant. Naturellement, il ne s'agit là que d'une image ; le cylindre libéro-ligneux ne se comporte pas comme un manchon élastique qu'une aiguille pourrait refouler devant elle. En fait, l'aiguille perce ce cylindre, et c'est en se reconstituant autour du trajet infecté que le cambium rompu par la piqûre dessine l'inva-

gination qui donnera naissance à une stèle intramédullaire.

Il est facile de s'en assurer en examinant les coupes d'une tumeur jeune, fixée un mois environ après l'inoculation (fig. IV). En un point de la coupe, on voit le parenchyme cortical déprimer l'assise génératrice et s'avancer à la rencontre du parenchyme médullaire (fig. IV, *i*). Ce diverticule cortical s'est formé autour du trajet de l'aiguille ; il renferme en effet, au voisinage de son axe, une traînée de substance amorphe, surcolorable (fig. IV, *n*), qui s'insinue dans les espaces intercellulaires adjacents et résulte de la nécrose des cloisons intercellulaires et des cellules elles-mêmes au contact du trajet infecté. Par endroits, ces dépôts amorphes s'isolent comme des corps étrangers, car on les voit entourés d'un anneau de liège. L'assise génératrice rompue par le traumatisme tend à rétablir sa continuité, mais, arrêtée par l'obstacle que lui oppose le trajet de l'inoculation, elle doit le contourner en s'invaginant autour de lui. Au stade précoce observé, ses deux tronçons t_1 , t_2 ne se sont pas encore rejoints, mais il est facile d'imaginer qu'une fois la jonction opérée il en résultera la formation d'une anse cambiale à concavité externe, qui, par son fonctionnement, donnera naissance à une stèle intramédullaire à bois périphérique.

Au niveau des deux coudures que dessine ainsi le cambium pour s'invaginer vers la profondeur, il s'hyperplasia et forme des massifs de cellules embryonnaires où l'on voit des figures de caryocinèse. Il en résulte la formation, de part et d'autre de l'invagination, de deux anses à concavité interne (*c*), qui pourront plus tard donner naissance à des stèles intracorticales à bois interne. Une telle stèle, complètement isolée du cylindre fibro-vasculaire, existe d'ailleurs dans la même coupe (fig. IV, *sc*), où l'on voit aussi de petites stèles intramédullaires à bois périphérique (fig. IV, *sm*).

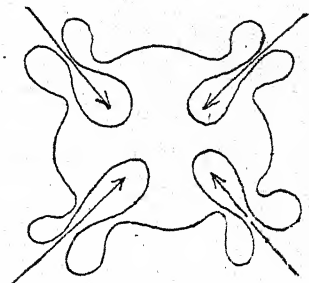


Fig. V. — Schéma représentant les plissements du cambium dans une tige d'*Helianthus annuus* ayant reçu quatre inoculations de *Bacterium tumefaciens*. Les flèches indiquent le trajet des inoculations.

En résumé, dans les tumeurs caulinaires de l'*Helianthus*, l'assise génératrice libéro-ligneuse, devenue trop longue, se plisse, comme le fait une culture bactérienne ou mycélienne développée en voile, lorsque sa surface dépasse celle du liquide sur lequel elle végète. L'axe des plissements à concavité externe coïncide avec le trajet de l'inoculation, et les plissements à convexité externe se forment de part et d'autre de ce dernier (fig. V). Nous retrouverons les mêmes faits, avec plus de netteté encore, dans les tumeurs caulinaires de la Tomate.

Tumeurs secondaires. — On sait que, dans le *crown gall*, il se forme souvent, à plus ou moins grande distance de la tumeur primitive, des tumeurs secondaires qui en reproduisent la structure. Smith a fait de ces tumeurs secondaires une étude approfondie. Il les provoque, chez le *Chrysanthemum frutescens*, en inoculant les jeunes pousses « dans les traces foliaires au-dessous du point d'insertion de la feuille » [15]. Ces inoculations provoquent d'abord, dit-il, « l'apparition de galles sur la tige au point de pénétration de l'aiguille, et, par la suite, à distance de ce point, des galles internes. Ces galles internes apparaissent dans le pétiole le long de la trace foliaire inoculée, et sur la nervure médiane de la feuille, à plusieurs centimètres de la galle primaire et, graduellement, font irruption à la surface ». Les galles foliaires sont réunies à la galle caulinaires primitive par des cordons délicats de cellules tumorales à caractères embryonnaires, situés soit dans l'écorce, soit dans le cylindre ligneux, et dont Smith a pu suivre la continuité sur des coupes longitudinales ou sur des coupes transversales en série. Ces chaînes de cellules tumorales (*tumor strands*) dérivent, par cloisonnements, de la tumeur primitive. Elles s'infiltrant dans la tige de part et d'autre de cette dernière et vont s'épanouir dans les feuilles, où elles forment les tumeurs secondaires. Fait remarquable, les tumeurs foliaires secondaires ont une symétrie axiale et une structure de tige ; on y voit un cylindre fibro-vasculaire avec liber externe, bois interne et assise génératrice libéro-ligneuse circulaire. Aussi Smith compare-t-il ces tumeurs secondaires aux métastases des cancers du règne animal, qui se forment à distance, par

migration de cellules détachées de la tumeur, et reproduisent, en quelque lieu qu'elles se développent, la structure de l'organe où le cancer s'était primitivement développé.

Ces résultats ont été confirmés par M. Peklo (1), qui a obtenu, chez l'*Helianthus annuus*, des tumeurs secondaires reliées à la tumeur primitive par des cordons tumoraux. MM. Robinson et Walkden en ont obtenu de même chez le *Chrysanthemum frutescens*, mais seulement en inoculant les très jeunes tissus au voisinage immédiat du point végétatif [14]. Les inoculations pratiquées, selon la technique de Smith, à quelque distance du méristème terminal, ne leur ont pas donné de tumeurs secondaires. Selon eux, l'apparition des galles secondaires et des *tumor strands* serait due à l'élongation des entre-nœuds du bourgeon terminal, qui a pour effet de répartir sur une grande longueur des bactéries localisées, au moment de l'inoculation, dans un étroit espace. De plus, lors de l'inoculation dans le sommet végétatif, l'aiguille chargée de microbes traverse plusieurs ébauches de feuilles et d'entre-nœuds qui, une fois développés, porteront des tumeurs plus ou moins distantes les unes des autres. Il s'agirait là d'inoculations multiples, plutôt que de véritables métastases.

Dans d'autres cas pourtant, les mêmes auteurs ont obtenu des galles à surface lisse qu'ils considèrent comme de vraies tumeurs secondaires. Dans ces galles secondaires, ils auraient réussi à déceler directement, par coloration, la présence de bactéries dans les vaisseaux du protoxylème et dans les espaces intercellulaires adjacents. Ces bactéries seraient en continuité avec celles de la tumeur primitive ; les *tumor strands* se développeraient autour d'elles et ne seraient pas le résultat d'une infiltration à distance du tissu tumoral. Toutefois, dans les tumeurs foliaires secondaires, ces auteurs ont retrouvé la structure axiale décrite par Smith.

M. Riker, qui, chez l'*Helianthus annuus*, a obtenu des tumeurs multiples en inoculant le sommet végétatif, adopte l'interprétation des auteurs précédents [13]. J'en ai obtenu chez la

(1) Cité par E. F. Smith [19].

même plante, en utilisant le même procédé d'inoculation (Pl. III), et il est fort possible qu'ici l'élongation de la zone de croissance inoculée et l'infection de plusieurs ébauches foliaires superposées aient joué un rôle dans leur apparition. Toutefois, ce mode d'inoculation paraît un peu différent de celui par lequel Smith obtenait des métastases chez le Chrysanthème ; il semble, d'après la description de ses expériences (Voir p. 558), qu'il inoculait la tige dans une région jeune, mais à quelque distance du méristème terminal. J'ajoute que les tumeurs foliaires secondaires obtenues ainsi chez l'*Helianthus* présentaient toujours la structure caulinare à symétrie axiale observée aussi bien par Smith que par MM. Robinson et Walkden (1).

II. — « Beta vulgaris ».

La structure secondaire de la racine de la Betterave est caractérisée par l'existence d'un grand nombre de cercles concentriques de faisceaux libéro-ligneux, formés aux dépens d'assises génératrices surnuméraires qui se développent successivement dans le péricycle et fonctionnent simultanément pendant un certain temps.

L'inoculation du *B. tumefaciens* dans la racine de la Betterave donne lieu au développement rapide de tumeurs volumineuses, qui ont généralement un aspect bosselé. En dépit de quelques irrégularités dues à des distorsions vasculaires et à un développement beaucoup plus abondant du parenchyme, ces tumeurs présentent la même organisation que la racine normale ; on y retrouve, en effet, plusieurs rangées concentriques de faisceaux libéro-ligneux, dont le contour sinueux se moule, en quelque sorte, sur la forme de la galle. Au niveau du pédicelle de la tumeur, on constate que ces formations secondaires superposées dérivent des cercles libéro-ligneux les plus externes de la racine normale, qui s'infléchissent en dehors

(1) Toutefois, selon ces deux derniers auteurs, et aussi d'après M. Stapp [22], la symétrie axiale des tumeurs foliaires ne saurait être regardée comme l'indice d'une origine caulinare, et il serait possible d'obtenir à partir de cellules foliaires des galles primaires à structure de tige.

et dessinent des boucles sinueuses à convexité externe (Pl. IV). Ces formations, issues par évagination des assises génératrices de la racine, sont donc homologues des stèles intracorticales observées dans la tige de l'*Helianthus*, ou encore des faisceaux intracorticaux surnuméraires de la tige des Sapindacées.

III. — « *Pelargonium zonale* ».

Anatomie normale de la tige. — La tige du *Pelargonium* comprend une écorce relativement mince, dans laquelle se développent des formations secondaires subéro-phellodermiques. Le cylindre central est formé d'un anneau continu de bois secondaire, circonscrit par un anneau de liber. Entre le bois et le liber se trouve l'assise génératrice. Le manchon fibro-vasculaire est entouré d'un manchon continu de sclérenchyme, formé de deux à quatre assises de cellules à parois épaisses, lignifiées. La moelle est constituée par un parenchyme à grandes cellules, sans lacunes.

Structure des tumeurs. — A la suite de l'inoculation dans la tige du *B. tumefaciens*, l'activité du cambium s'accroît en certains points, donnant lieu au développement de massifs de cellules indifférenciées. L'anneau de sclérenchyme extérieur au liber s'interrompt au niveau de ces hyperplasies cambiales, qui font saillie dans l'écorce. Ici, comme chez l'*Helianthus*, l'hyperplasie a pour effet d'accroître non seulement l'épaisseur mais encore la longueur du cambium, qui prend une forme sinueuse et dessine des évaginations qui pénètrent dans l'écorce.

Le cambium ainsi déformé continue à fonctionner comme à l'état normal, donnant du bois en dedans et du liber en dehors. Il en résulte la formation de stèles intracorticales à contour sinueux, à bois interne et à liber externe, rattachées à l'anneau vasculaire normal par un étroit pédicelle, formé, de dedans en dehors, par de la moelle, du bois, du cambium et du liber. Certaines de ces stèles s'isolent dans l'écorce par suite de l'étranglement du pédicelle (Pl. V). Le processus est superposable à celui qui aboutit à la formation de stèles

intracorticales dans les tumeurs d'*Helianthus* ou dans les tiges des Sapindacées.

Ces formations intracorticales sont prépondérantes dans les tumeurs d'origine cambiale du *Pelargonium*. Toutefois, le tissu médullaire n'est pas sans réagir à l'agent cécidogène. Au niveau de l'implantation des tumeurs corticales sur le cylindre central de la tige, le parenchyme médullaire est formé de cellules beaucoup plus petites que les cellules normales de la moelle. Ce fait peut tenir soit à l'irruption des cellules tumorales dans la moelle, soit, selon la conception de Smith [20], à une croissance par apposition (cloisonnements répétés des cellules parenchymateuses au contact des cellules tumorales).

Dans certains cas, il se produit, comme chez l'*Helianthus*, des invaginations du cambium, aboutissant à la production de petites stèles intramédullaires à bois périphérique ou pouvant même entraîner des dislocations profondes du cylindre central. Ce dernier, dans un cas, était décomposé en trois cylindres libéro-ligneux indépendants, pourvus chacun d'une assise génératrice continue. La structure ainsi réalisée s'explique par l'existence de trois invaginations centripètes de l'écorce, qui se sont rencontrées et confondues au centre de la tige.

Enfin, on observe parfois, dans la moelle, de petites masses amorphes, surcolorables, entourées de plusieurs assises circulaires de cellules subérifiées. Il s'agit vraisemblablement de débris cellulaires nécrosés au contact direct des bactéries inoculées, et qui s'isolent du tissu vivant par une couche de liège (Pl. V, n). Le même phénomène s'observe lorsqu'on inocule dans la tige non plus le *B. tumefaciens*, mais des bactéries non pathogènes, capables au plus de produire des nécroses localisées.

Tératomes. — En outre des formations néoplasiques d'origine cambiale, il existe souvent, dans les tumeurs de *Pelargonium*, des îlots méristématiques intracorticaux d'ordinaire riches en figures de caryocinèse ; les uns se différencient en ébauches de racines qui restent généralement incluses dans a masse de la tumeur ; les autres, plus superficiels, donnent

naissance à des bourgeons ou à des pousses feuillées plus ou moins développées. Ces tumeurs portant des ébauches d'organes, que Smith rapproche à juste titre des tumeurs du règne animal connues sous le nom d'embryomes ou de tératomes, se forment, en règle générale, lorsque le *B. tumefaciens* est inoculé à l'aisselle d'une feuille, et leur structure particulière s'explique par la présence, dans la tumeur, des cellules du bourgeon axillaire. Mais on peut les observer aussi à la suite d'inoculations faites dans les entre-nœuds ; les ébauches feuillées qu'elles portent ont, en pareil cas, la valeur de tiges adventives.

Ajoutons enfin que, chez le *Pelargonium*, le développement des galles s'accompagne d'une abondante production de tanin, qui s'accumule dans les grandes cellules parenchymateuses qui entourent les foyers néoplasiques (Pl. V, t).

IV. — « *Solanum lycopersicum* ».

Structure des tumeurs. — On retrouve dans les tumeurs de Tomateles mêmes traits de structure que nous avons décrits chez l'*Helianthus* : stèles intramédullaires à bois externe et à liber interne, stèles intracorticales à disposition anatomique normale (bois interne et liber interne). L'étude des coupes en série montre que ces formations ont la même origine que chez le Soleil, et qu'ici encore elles proviennent de plissements du cambium, qui s'infléchit autour du trajet de l'inoculation.

Les stèles intramédullaires, en effet, renferment toujours en leur centre des amas de substance amorphe surcolorable qui remplissent les espaces intercellulaires et qui proviennent de la nécrose des cellules situées au contact du trajet de l'aiguille infectée. Soit une coupe transversale montrant une semblable stèle (fig. VI, A) ; en un point de l'anneau fibro-vasculaire de la tige, on voit le cambium s'infléchir vers la moelle, formant une invagination qui se dirige vers la stèle (fig. VI, A, *i*, *i'*). Quelques coupes plus loin, le cambium infléchi a rejoint la stèle intramédullaire (fig. VI, B), qui apparaît dès lors comme le résultat d'une invagination de l'anneau vasculaire, auquel elle se trouve rattachée par un isthme

formé, de dehors en dedans, par du bois, du cambium et du liber. Au milieu de cet isthme s'insinue le parenchyme cortical, qui renferme une fusée de débris nécrotiques marquant le trajet infecté et rejoignant les débris de même nature qui occupent le centre de la stèle intramédullaire (fig. VI, B, *n*).

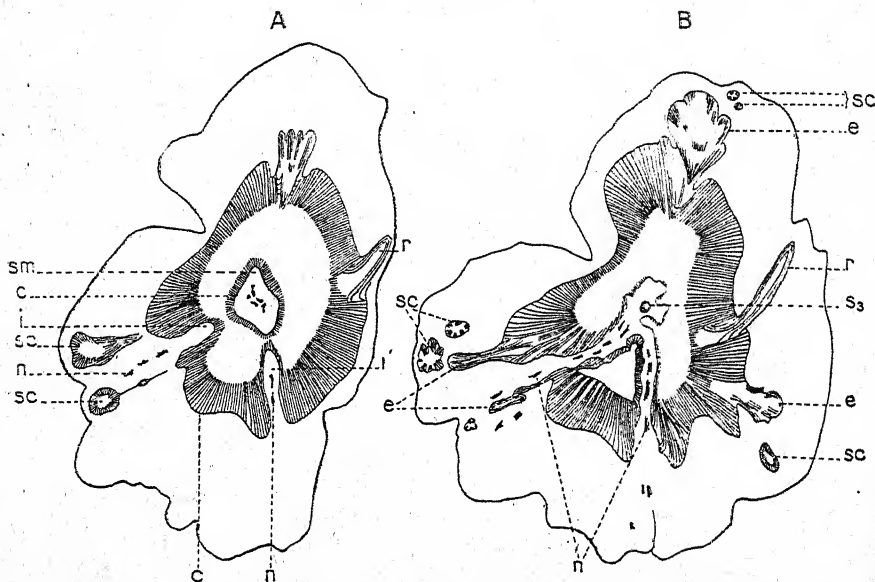


Fig. VI. — Coupes transversales schématisées d'une tumeur caulinaire de Tomate, pratiquées à deux niveaux différents. En A, on voit une stèle *sm* à bois périphérique, isolée dans la moelle, et vers laquelle se dirigent deux invaginations *i* et *i'* du cambium *c*. En B, les deux invaginations ont rejoint la stèle intramédullaire, à l'intérieur de laquelle on voit une stèle de troisième ordre, *S₃*, à bois interne. Dans les deux figures, le bois est figuré par des hachures, le cambium par un trait continu ; *sc*, stèles intracorticales ; *e*, évaginations du cambium ; *r*, racine adventive ; *n*, débris nécrosés marquant le trajet de l'inoculation. Gr. = 3.

Si plusieurs piqures ont été faites autour de la tige, à chacune d'elles correspond une semblable invagination du cambium qui se raccorde à la stèle intramédullaire (fig. VI, B). A l'intérieur de cette dernière, on peut voir une petite stèle de troisième ordre, provenant d'une invagination de cambium de la stèle intramédullaire et présentant, comme il est facile de le concevoir, un bois interne et un liber externe (fig. VI, B, *S₃*).

L'examen de coupes en série pratiquées dans le sens longitudinal confirme cette interprétation. On voit, tout au long de la série, se constituer deux invaginations intramédullaires du cambium qui se font face et finissent par se joindre au

centre de la moelle (ou plutôt par rejoindre la stèle intramédullaire qui apparaissait isolée dans la moelle dans les premières coupes de la série). Il se constitue ainsi finalement un diaphragme libéro-ligneux transversal qui coupe le cylindre médullaire et qui renferme une fusée de dépôts amorphes surcolorables, correspondant au trajet infecté. Tout se passe comme si, suivant l'image de Dutailly, le cambium était repoussé comme un doigt de gant par l'aiguille qui fait l'inoculation.

Dans l'écorce, enfin, le trajet infecté est souvent flanqué, de part et d'autre, de deux évaginations du cambium, qui aboutissent chacune à une stèle intracorticale à bois interne et à liber externe (fig. VI, B, e).

Histogenèse. — Le processus aboutissant au développement de ces diverses structures peut être schématisé comme il suit (fig. VII).

Au moment de l'inoculation, l'aiguille chargée de germes rompt le cylindre vasculaire et pénètre dans la moelle (fig. VII, 1). Sous l'influence du « stimulus » émané des bactéries, le cambium se multiplie activement, par des cloisonnements tangentiels et radiaux, et tend à rétablir sa continuité. Mais, arrêtés par l'obstacle constitué par le trajet de l'aiguille et les cellules mortes qui l'encombrent, ses deux bouts ne peuvent se raccorder. Ils s'infléchissent alors extérieurement, dans l'écorce, le long du trajet infecté (fig. VII, 2). Ils ne peuvent, de ce côté, contourner l'obstacle, qui traverse toute l'épaisseur de l'écorce ; parvenus dans les couches superficielles de cette dernière, ils s'infléchissent à nouveau (fig. VII, 3), dessinant une boucle à concavité interne qui sera l'origine d'une stèle intracorticale, et, par un trajet récurrent, à direction centripète, longent à nouveau la plaie produite par l'aiguille ; ils pénètrent ainsi dans la moelle (fig. VII, 4), contournent l'extrémité profonde du trajet infecté et se rejoignent en dessinant une boucle à concavité externe (fig. VII, 5), qui sera l'origine de la stèle intramédullaire.

Formations extracambiales. — La structure des tumeurs se complique, dans le cas de la Tomate, de l'existence de for-

mations d'origine extracambiale, surajoutées aux anomalies du cambium qui viennent d'être décrites. Il existe, dans la profondeur des galls, de très nombreuses ébauches de racines, d'origine péricyclique, dont le méristème différencie des vaisseaux qui se raccordent au système vasculaire de la tige. Ces racines adventives refoulent devant elles le parenchyme cortical, mais n'arrivent pas à le percer (fig. VI, r). Leur présence se traduit extérieurement par la formation de nombreuses saillies verruqueuses, non seulement à la surface de la tumeur, mais sur la tige saine, de part et d'autre de cette dernière

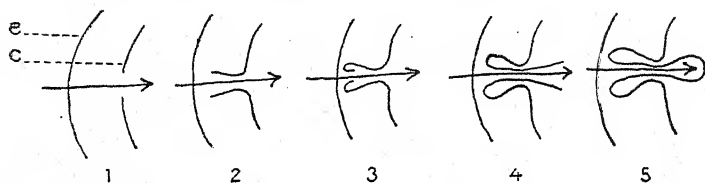


Fig. VII. — Schéma des plissements du cambium aboutissant à la formation de stèles intracorticales et intramédullaires dans une tumeur de Tomate. Les deux bouts du cambium *c*, rompu par l'inoculation (1), remontent dans l'écorce de part et d'autre du trajet infecté (2), puis s'infléchissent (3), regagnent la moelle par un trajet récurrent (4) et se rejoignent en dessinant une boucle intramédullaire à concavité externe (5). Les flèches indiquent le trajet de l'inoculation ; *e*, surface de la racine.

(Pl. VI). De telles ébauches de racines adventives se forment d'ailleurs fréquemment sur des tiges normales de Tomate, mais leur production est stimulée dans de très fortes proportions par le *B. tumefaciens*. D'autres bactéries parasites peuvent avoir une action de même ordre ; c'est le cas du *B. solanacearum*, qui, ainsi que Smith l'a signalé [19], provoque sur les tiges de Tomate, à distance des lésions de nécrose dont il est l'agent, l'apparition de nombreuses ébauches de racines adventives.

Il se développe, en outre, sur les tumeurs de Tomate, des bourgeons exogènes différenciant des vaisseaux qui se raccordent au système vasculaire de la tige. Enfin, des nodules tumoraux vascularisés, n'ayant, comme il est aisé de s'en assurer par l'examen de coupes en série, aucune connexion avec l'assise génératrice libéro-ligneuse de la tige, se forment aux dépens de cellules quelconques du parenchyme cortical. Dans de jeunes tumeurs de Tomate, M. Riker [12] a vu la prolifération cellulaire s'amorcer, aux dépens de cellules des

couches superficielles de l'écorce, autour d'espaces intercellulaires surcolorables dans lesquels il a reconnu la présence de bactéries. J'ai eu fréquemment l'occasion de faire la même observation; on peut même voir, exceptionnellement, des figures de caryocinèse dans de grandes cellules du parenchyme cortical. Des cellules parvenues apparemment à l'état adulte

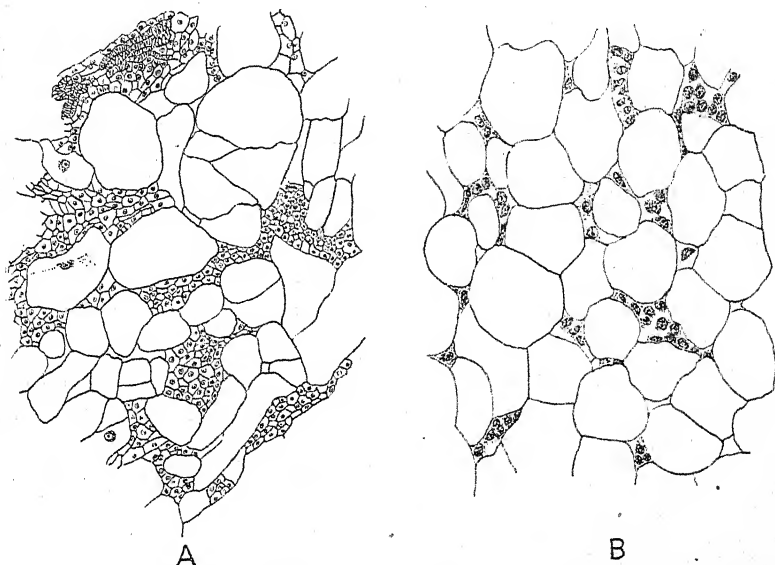


Fig. VIII. — A, coupe dans une tumeur de Tomate envahissant l'écorce; les petites cellules de la tumeur s'insinuent dans les méats intercellulaires du parenchyme. — B, coupe dans une tumeur humaine (carcinome du sein) envahissant le tissu adipeux. Les petites cellules de la tumeur s'insinuent entre les grandes cellules adipeuses.

restent donc capables de se diviser dans certaines circonstances.

La possibilité du développement de nodules néoplasiques aux dépens de cellules parenchymateuses adultes a donné lieu à des divergences dans l'interprétation de certaines structures. Dans les coupes de *crown gall*, on voit souvent coexister côte à côte de grandes cellules parenchymateuses et des groupes de petites cellules tumorales en voie de prolifération. Ces apparences peuvent résulter soit de cloisonnements répétés d'une cellule parenchymateuse, les cellules voisines restant au repos, soit d'une infiltration des cellules tumorales entre les cellules normales du parenchyme. Pour M. Stapp [22], qui, de même que MM. Robinson et Walkden, adopte la première interprétation, les auteurs tels que M. Jensen, M. Cook et nous-

même, qui croient avoir observé une infiltration des cellules tumorales dans le parenchyme normal, auraient été victimes d'une illusion. Il est certain que les cloisonnements répétés d'une cellule parenchymateuse peuvent rendre compte de certains des aspects dont il s'agit. Mais ce ne peut être le cas lorsqu'on voit les cellules tumorales occuper les méats intercellulaires du parenchyme et, de là, s'insinuer entre les cellules voisines en les écartant. Il s'agit bien, en pareil cas, d'une véritable infiltration du tissu normal par le tissu néoplasique. L'analogie est frappante entre l'aspect ainsi réalisé et celui d'un cancer humain envahissant un tissu normal, d'un carcinome du sein pénétrant dans le tissu adipeux, par exemple (fig. VIII).

V. — « *Ricinus communis* ».

Chez le Ricin plus que chez toute autre plante, on devait s'attendre à retrouver dans les tumeurs des stèles intramédullaires à polarité renversée, puisque ces stèles existent dans l'inflorescence et dans les diaphragmes de la plante normale. On sait que Smith en a obtenu en inoculant dans la tige creuse du Ricin une solution de phosphate monobasique d'ammonium (Voir p. 549). On les retrouve, avec les mêmes caractères, dans les tumeurs dues à l'inoculation du *B. tumefaciens*. Une coupe transversale d'une telle tumeur montrera, isolée au centre de la moelle, une stèle comprenant un cambium circulaire qui différencie extérieurement des vaisseaux ligneux (Pl. VII, s). Quelques coupes plus loin, on constate que cette stèle correspond à une invagination du cambium normal de la tige, qui est refoulé comme par la pression d'une pointe vers la profondeur de la moelle (Pl. VII, i).

Il existe en outre, dans l'écorce, des stèles surnuméraires à disposition anatomique normale, pourvues d'une assise génératrice qui différencie du bois à l'intérieur et du liber à l'extérieur. Ces stèles intracorticales proviennent, comme il est facile de s'en assurer par l'examen de la série des coupes, d'évaginements du cambium normal qui se déjette dans l'écorce. L'étude de tumeurs jeunes montre que les plissements de

l'assise génératrice qui aboutissent à ces anomalies proviennent, comme chez le Soleil et la Tomate, de la reconstitution du cambium autour du trajet de l'inoculation. Leur structure et leur mode de formation sont les mêmes que chez ces deux plantes, et l'on ne saurait insister sur leur description sans s'exposer à des redites.

CHAPITRE II

LOCALISATION DU « BACTERIUM TUMEFACIENS » DANS LES TUMEURS

Le *Bacterium tumefaciens* est indubitablement l'agent du cancer de plantes, puisqu'il suffit de l'inoculer à l'état de pureté pour voir se développer les tumeurs. Il n'est pas moins certain qu'il persiste à l'état vivant dans les galles dont il provoque la formation, puisqu'on le cultive aisément en semant sur des milieux nutritifs convenables des fragments de *crown gall*. Pourtant, on a été longtemps sans pouvoir le déceler microscopiquement, avec certitude, dans le tissu des tumeurs. Par des méthodes d'imprégnation au chlorure d'or, Smith [16] avait mis jadis en évidence, au sein des tumeurs, des inclusions intracellulaires qu'il considérait comme des bactéries, mais il a ensuite renoncé à cette interprétation. « Dans le *crown gall*, écrivait-il dans une de ses récentes publications [21], les bactéries sont relativement rares. Il est possible de les isoler par les méthodes de la bactériologie. Mais on ne les trouve pas au microscope, sauf au voisinage de la piqure, et je pense que la cause de cette maladie resterait indéterminée si l'on s'était borné à faire des recherches avec le microscope. »

Pourtant, dans de jeunes tumeurs de Tomate, M. Riker [12] a réussi, grâce à une technique particulière de coloration, à teindre les bactéries parasites, mais ces bactéries ne sont pas intracellulaires ; elles sont groupées dans les espaces intercellulaires autour desquels s'amorce la prolifération néoplasique. J'ai pu répéter cette observation, en usant de la technique de M. Riker (coloration par la fuchsine phéniquée de Ziehl diluée au centième, suivie, après déshydratation, d'une coloration par le vert lumière en solution saturée dans l'essence de girofle). Les bactéries ainsi observées sont de très petite taille et paraissent dégénérer rapidement ; les amas

qu'elles constituent se transforment en masses amorphes surcolorables.

D'autres auteurs ont réussi à mettre en évidence les bactéries non dans les foyers en voie de prolifération active, mais à la périphérie de ces derniers. Chez le *Chrysanthemum frutescens* inoculé avec le *Bact. tumefaciens*, ce microorganisme se développe abondamment, comme l'ont montré MM. Robinson et Walkden [14], à la surface des tumeurs. Dans les tumeurs de *Pelargonium*, M. Pinoy [11] a mis en évidence le *Bact. tumefaciens* dans les grandes cellules chargées de tanin qui entourent les nodules néoplasiques.

Dans des coupes de volumineuses tumeurs caulinaires de Tomates, prélevées et fixées deux à cinq mois après l'inoculation du *Bact. tumefaciens*, j'ai observé, après coloration par la pyronine (1), de très nombreuses bactéries situées à la surface de la galle ou n'envahissant que ses assises cellulaires les plus superficielles [77]. Les bactéries font défaut partout où l'épiderme a conservé son intégrité et n'existent que là où il a été déchiré et détruit par la poussée du néoplasme sous-jacent. Les tissus envahis sont toujours formés de grandes cellules sans noyau, à parois souvent épaissies, paraissant mortes. Les nodules néoplasiques, formés de petites cellules en voie de prolifération, sont toujours indemnes d'infection, ou, s'il arrive qu'un îlot tumoral superficiel soit envahi, les éléments parenchymateux en sont complètement détruits, et il n'en subsiste que les vaisseaux, parfois remplis de bactéries.

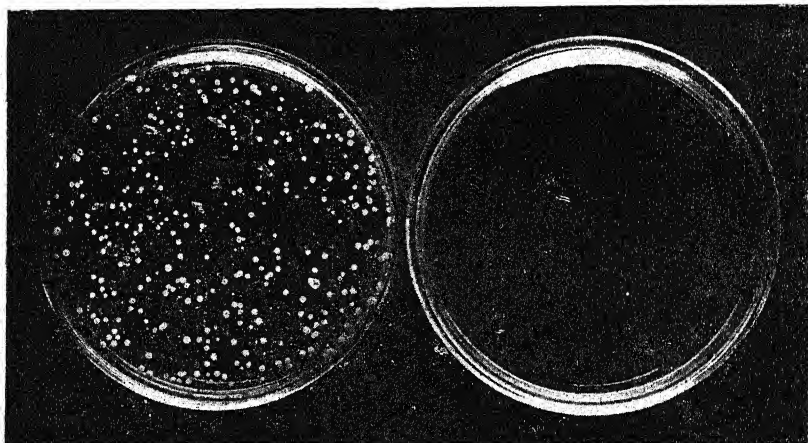
Ces bactéries se présentent sous forme de courts bâtonnets réunis en amas homogènes et très denses (Pl. VIII, 1), qui remplissent parfois la cavité des cellules, mais se localisent plus

(1) Pyronine.....	0gr,5		
Vert de méthyle.....	0gr,15		
Alcool à 96°	5	centimètres cubes.	
Glycérine	20	—	—
Eau distillée phéniquée à 2 p. 100	100	—	—

Les coupes, fixées au réactif de Brazil-Masson, sont colorées vingt-quatre heures à froid dans ce mélange. Je dois cette formule, excellente pour la coloration des bactéries Gram-négatives dans les coupes, à l'obligeance de M. le professeur Cantacuzène. On peut aussi colorer les bactéries par l'hématoxyline ferrique.

volontiers dans les espaces intercellulaires, qu'elles distendent fortement. Ce n'est qu'au bord des plages envahies qu'elles apparaissent isolées les unes des autres. Au sein des amas homogènes, on voit souvent les bactéries se condenser en sphérules ou en cordons, sortes de zooglées formées de bâtonnets régulièrement alignés et enrobés dans une gangue (Pl. VIII, 2).

En raison de la situation très superficielle de ces micro-organismes, il convenait de vérifier s'ils s'agissait bien du *Bact.*



(Cliche S. Tallard).

Fig. IX. — Résultats des ensemencements en boîtes de Petri pratiqués à partir de tumeurs de Tomates. A gauche, ensemencement d'une goutte d'eau de lavage de la surface de la tumeur. Nombreuses colonies de *Bacterium tumefaciens*, superficielles (grandes colonies rondes), ou développées dans la profondeur de la couche de gélose (petites colonies lenticulaires). A droite, ensemencement à partir d'un fragment prélevé dans la profondeur de la tumeur ; absence de développement microbien.

tumefaciens, et non d'une infection banale surajoutée. A cet effet, une tumeur de Tomate, prélevée deux mois après l'inoculation, fut lavée dix minutes, sans désinfection préalable, dans de l'eau stérilisée. Une goutte de l'eau de lavage fut mise en suspension dans un tube contenant de la gélose nutritive fondue, qui fut coulée en boîte de Petri. Dans la boîte ainsi ensemencée se développèrent environ 800 colonies bactériennes blanches, toutes semblables, ayant les caractères des colonies de *Bact. tumefaciens* (fig. IX, à gauche). La même expérience, répétée à partir d'une autre tumeur de Tomate de même âge, donna un résultat semblable, à cela

près qu'il se développa, en outre de plusieurs centaines de colonies blanches de type *tumefaciens*, un petit nombre de colonies jaunes d'un germe surajouté. Dix-neuf des colonies blanches de l'une et l'autre boîte furent repiquées et inoculées à autant de *Pelargonium*, chez lesquels elles provoquèrent la formation de tumeurs caractéristiques. La preuve était ainsi faite qu'il s'agissait bien du *Bact. tumefaciens*. Par contre, un ensemencement pratiqué de la même manière à partir d'un fragment prélevé, après désinfection superficielle, dans la profondeur d'une tumeur, ne donna lieu à aucun développement microbien (fig. IX, à droite), ce qui montre que les bactéries, très abondantes à la surface des galles, font défaut dans l'intimité de leurs tissus.

CHAPITRE III

MÉCANISME DE L'ACTION CÉCIDOGÈNE DU « BACTERIUM TUMEFACIENS »

Il résulte de ce qui précède que le *Bact. tumefaciens* n'est pas décelable dans les cellules néoplasiques en voie de multiplication, alors qu'on le rencontre en abondance, dans certains cas tout au moins, dans les tissus superficiels de la galle, formés de cellules adultes ou mortes. Il reste à comprendre par quel mécanisme ce parasite, qui se développe à distance des cellules sensibles à son action, des cellules cambiales en particulier, peut agir de là sur ces cellules pour provoquer leur prolifération exagérée.

Parasites ultramicroscopiques. — Pour MM. d'Hérelle et Peyre [3], le *Bact. tumefaciens* existe bien dans les cellules génératrices de la tumeur, mais il s'y trouve sous une forme invisible. Ces auteurs ont, en effet, réussi à provoquer des galles chez la Betterave, par inoculation de filtrats de tumeurs ne renfermant aucun élément bactérien visible (1). En partant de ces filtrats, ils ont obtenu *in vitro* le retour à la forme visible du *Bact. tumefaciens*. Ils en concluent que ce microorganisme existe sous deux états : une forme bactérienne visible, normale, et une forme invisible et filtrable, dite protobactérienne. La forme visible ne serait pas parasite, et seule la forme protobactérienne serait capable de provoquer la formation de tumeurs. L'apparition des formes protobactériennes résulterait de la symbiose du *Bact. tumefaciens* avec le bactériophage.

(1) Dans une tige de Soleil inoculée avec un filtrat de tumeur de *Pelargonium*, j'avais observé, en plusieurs points de l'anneau fibro-vasculaire, une hyperplasie considérable du bois, dont les faisceaux étaient devenus confluent, et du cambium, qui était fortement épaissi et tendait à prendre une forme sinueuse. Les expériences de MM. d'Hérelle et Peyre confirment cette observation, qui était demeurée inédite. L'ensemencement du filtrat sur gélose au bouillon de viande peptoné ne donna lieu à aucun développement microbien.

le terme « symbiose » étant pris dans le sens défini par Noël Bernard : parasitisme de l'un des deux constituants, équilibré par la résistance de l'autre.

A moins d'admettre cette manière de voir, on est contraint de supposer que le *B. tumefaciens* agit à distance sur les cellules sensibles, soit au moyen d'une toxine spécifique qu'il laisserait diffuser, soit par l'intermédiaire d'une substance chimique d'ordre banal produite par son métabolisme.

Agents chimiques. — Erwin Smith s'arrêta à cette dernière hypothèse. Il analysa les liquides nutritifs où s'était développé le *Bact. tumefaciens* et essaya l'action sur les plantes des diverses substances révélées par l'analyse. Avec plusieurs d'entre elles (ammoniaque, acide acétique, aldéhyde et acide formiques), il réussit à produire des excroissances présentant quelques-unes des anomalies de structure caractéristiques des *crowngalls* [18, 19]. Nous rappellerons, entre autres résultats suggestifs, la formation chez le Ricin de stèles intramédullaires à structure renversée, consécutive à l'inoculation d'un sel ammoniacal (Voir plus haut, p. 549). Des résultats de même ordre ont été obtenus au moyen de divers agents chimiques (gelure légère, irritation mécanique, applications de vaseline). Dans tous ces cas, selon E. F. Smith, la multiplication cellulaire exagérée qui aboutit à la formation d'hyperplasies est la conséquence d'une perte d'eau, qui entraîne une augmentation de la concentration et de l'acidité de la sève cellulaire. Le *Bact. tumefaciens* agirait de même, en déversant dans les cellules des produits acides qui augmentent à la fois la concentration moléculaire et l'acidité de la sève cellulaire.

Radiations et caryocinèses. — Cette manière de voir, aussi bien que l'hypothèse d'une toxine, suppose un contact direct entre la cellule et la substance qui provoque sa multiplication. La nécessité de ce contact disparaît si l'on admet que la division cellulaire, qui est à la base de tout processus néoplasique, peut être provoquée par une radiation de fréquence convenable qui viendrait à frapper les cellules aptes à se segmenter. J'avais formulé naguère cette hypothèse [4], inspirée des

recherches de radiochimie de M. Jean Perrin. Selon M. Perrin [10], ce sont les radiations lumineuses, appartenant ou non au spectre visible, qui provoquent les ruptures de valences caractéristiques des réactions chimiques, chaque réaction étant « accordée » à une lumière de fréquence déterminée. M. Perrin ne limite pas sa théorie aux seules réactions chimiques ; il l'étend aux dislocations plus superficielles telles que les dissolutions et aussi aux dislocations beaucoup plus profondes, s'accompagnant de rupture de noyaux atomiques, qui constituent la radioactivité. L'énergie de la radiation excitatrice, et par conséquent sa fréquence, doit être d'autant plus grande que l'édifice à disloquer est plus cohérent.

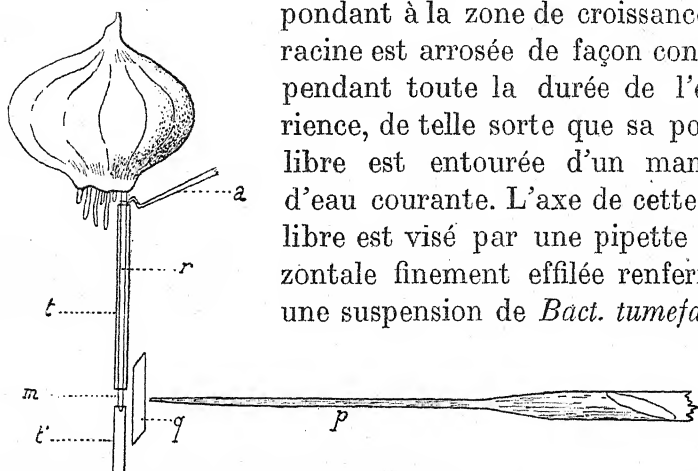
Une théorie aussi générale, capable de rendre compte de toutes les transformations de la matière, doit pouvoir s'appliquer à la matière vivante ; elle conduirait à supposer que les dislocations des centrosomes et de la chromatine qui aboutissent à la caryocinèse sont provoquées par des radiations lumineuses ou ultra-lumineuses. Sous l'influence d'une « lumière » convenable, les cellules se comporteraient comme des résonateurs et entreraient en caryocinèse, pourvu qu'elles soient sensibles à cette lumière, c'est-à-dire accordées à la fréquence qui la caractérise (1).

Action à distance du « *Bact. tumefaciens* ». — Parvenu, de façon indépendante et par une tout autre voie, à une hypothèse analogue, M. Gurwitsch [2] a réussi à montrer que divers tissus embryonnaires végétaux et animaux émettent un rayonnement capable de provoquer à distance des caryocinèses dans un autre tissu en voie de croissance. On peut se demander si une action de cette nature n'intervient pas dans la genèse des tumeurs ; si, en particulier, le *Bact. tumefaciens* n'agirait pas ainsi à distance sur les cellules dont il provoque la prolifération.

Pour nous en assurer, nous nous sommes inspirés, avec Mme M. Magrou [8, 9], du dispositif imaginé par M. Gurwitsch

(1) M. Perrin n'a pas été sans prévoir les applications biologiques de sa théorie. Selon lui, il conviendrait de chercher l'origine des cancers dans des perturbations de l'irradiation normale des tissus par des éléments radioactifs tels que le potassium (*Scientia*, nov. 1921).

pour déceler les radiations mitogénétiques. L'une des racines en voie de croissance d'un bulbe d'oignon est immobilisée, en position verticale, dans un tube de verre interrompu à sa partie inférieure, sur une longueur de 3 à 4 millimètres, corres-



pondant à la zone de croissance. La racine est arrosée de façon continue pendant toute la durée de l'expérience, de telle sorte que sa portion libre est entourée d'un manchon d'eau courante. L'axe de cette zone libre est visé par une pipette horizontale finement effilée renfermant une suspension de *Bact. tumefaciens*

Fig. X. — Schéma d'une expérience d'irradiation mitogénétique : *r*, racine en expérience immobilisée dans un tube de verre composé de deux morceaux *t* et *t'*, entre lesquels, en *m*, la racine n'est entourée que d'un manchon d'eau courante ; *p*, pipette renfermant la suspension de *Bacterium tumefaciens* ; *a*, appareil d'arrosage ; *q*, lame de quartz interposée entre la racine et la suspension bactérienne.

dans du bouillon nutritif (fig. X). La suspension affleure l'extrémité effilée, maintenue à 3-4 millimètres de distance de la racine en expérience. Les choses sont laissées en place pendant trois heures, après quoi l'extrémité inférieure de la racine est débitée en coupes en série, parallèlement au plan qu'avaient déterminé la racine et la pipette. On dénombre, dans toute la série des coupes, les mitoses situées de part et d'autre de la ligne médiane, et l'on constate qu'au voisinage du plan vertical défini par l'axe de la racine et la pointe effilée elles sont notablement plus nombreuses dans la moitié exposée à l'émulsion microbienne que dans la moitié opposée. On trouve en moyenne, pour neuf expériences, un excès de 26 p. 100 du côté exposé, les caryocinèses comptées dans chaque racine étant au nombre de plusieurs milliers. Dans les racines témoins, non soumises à l'expérience, ou visées avec une pipette contenant du bouillon sans bactéries ou des bactéries tuées par la chaleur, les mitoses se répartissent éga-

lement, à de faibles fluctuations près, entre les deux moitiés de la racine; parfois même on observe un léger excès de mitoses du côté *opposé* à la pipette (cas d'une racine exposée à du bouillon sans bactéries).

L'action exercée à distance par le *Bact. tumefaciens* sur les racines d'oignon pourrait être attribuée à un produit volatil émané de la culture et arrivant au contact des cellules sensibles. Il ne semble pas qu'il en soit ainsi, car elle n'est aucunement entravée par l'interposition, entre la suspension bactérienne et la racine, d'une plaque de quartz de 0^{mm},5 d'épaisseur, qui serait pour une vapeur un obstacle infranchissable. Aussi l'hypothèse d'un rayonnement émis par les bactéries nous paraît-elle plus vraisemblable.

L'action que le *Bact. tumefaciens* semble ainsi exercer à distance est en accord avec ce fait que le parasite, dans les tumeurs qu'il engendre, est généralement situé à distance des cellules dont il détermine la prolifération. Assurément, chez les plantes inoculées, des substances chimiques actives peuvent atteindre les cellules sensibles par l'intermédiaire des tissus situés entre ces dernières et les bactéries. Mais, sans que le rôle de ces actions chimiques soit exclu, il est permis de suggérer que les radiations hypothétiques émises par le *B. tumefaciens* interviennent pour leur part dans la genèse des tumeurs.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

1^o Dans les tumeurs caulinaires d'*Helianthus annuus*, de *Solanum lycopersicum* et de *Ricinus communis*, produites par l'inoculation du *B. tumefaciens*, l'assise génératrice libéro-ligneuse, rompue par l'aiguille chargée de bactéries, se reconstitue après avoir contourné le trajet de l'inoculation par un trajet sinueux. Il en résulte la formation, au niveau de chaque piqûre, de deux boucles à concavité interne situées dans l'écorce et d'une boucle à concavité externe située dans la moelle. Les gouttières cambiales ainsi formées, avec les faisceaux libéro-ligneux qui en dérivent, peuvent s'isoler de l'anneau fibro-vasculaire normal, pour former des stèles intramédullaires à liber central et à bois périphérique, et des stèles intracorticales à liber périphérique et à bois central. Le renversement apparent de polarité qui caractérise les stèles intramédullaires s'explique donc par l'origine de ces formations.

2^o Les mêmes faits s'observent dans les tumeurs de *Pelargonium zonale*; mais ici les plissements du cambium faisant saillie dans l'écorce sont prépondérants tout au moins dans les cas observés; ils aboutissent, en s'isolant, à la production de stèles intracorticales à bois interne et à liber externe. Les tumeurs de la racine de *Beta vulgaris* renferment plusieurs assises concentriques de faisceaux libéro-ligneux, qui dérivent de même, par un processus d'évagination, des cercles de faisceaux libéro-ligneux les plus externes de la racine normale.

3^o Des processus identiques se retrouvent, à l'état normal, chez certaines plantes; ils aboutissent, chez le Ricin, le Chou cabus, la Rhubarbe, à l'isolement de stèles intramédullaires à liber central et à bois périphérique; chez les Sapindacées, à l'isolement de stèles intracorticales à liber périphérique et à bois central (Dutailly) (1). Ce sont, de même, des plissements et des invaginations d'assises génératrices qui expliquent, dans les tumeurs animales, le renversement apparent de la

polarité normale qui caractérise certaines structures (globes cornés des cancers épidémiques). Il y a donc convergence entre l'histogenèse de ces tumeurs et celle du cancer des plantes.

4° Chez les tumeurs de Tomate produites par le *B. tumefaciens*, l'examen microscopique et la culture montrent que ce microorganisme se développe abondamment dans les tissus superficiels de la galle, formés de cellules adultes ou mortes, alors qu'il fait défaut, tout au moins sous sa forme visible et cultivable, dans les flots néoplasiques en voie d'accroissement. Ces observations, qui concordent avec celles de MM. Robinson et Walkden et celles de M. Pinoy, relatives au *Chrysanthemum frutescens* et au *Pelargonium*, suggèrent que l'agent du cancer des plantes agit à distance sur les cellules cambiales, dont il provoque la prolifération.

5° L'expérience montre que le *B. tumefaciens* peut provoquer à distance, à travers une couche d'air et d'eau, un excès de mitoses dans les cellules de la zone de croissance d'une racine d'*Allium cepa*. Cette action, n'étant pas entravée par l'interposition d'une lame de quartz entre la racine et les bactéries, semble pouvoir être attribuée à un rayonnement émis par ces dernières.

*Institut Pasteur
et Clinique chirurgicale de la Salpêtrière.*

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. DUTAILLY (G.). — Sur quelques phénomènes déterminés par l'apparition tardive d'éléments nouveaux dans les tiges et les racines des Dicotylédones (*Thèse Fac. Sc. de Bordeaux*, 1879).
2. GURWITSCH (A.). — Les problèmes de la mitose et les rayons mitogénétiques (*Bull. Histol. appl. à la physiol. et à la pathol.*, t. I, 1924, n° 11, p. 486).
3. Dr HÉRELLE (F.) et PEYRE (E.). — Contribution à l'étude des tumeurs expérimentales (*C. R. Acad. Sciences*, t. CLXXXV, 1927, p. 227).
4. MAGROU (J.). — Essai sur l'étiologie du cancer (*Presse médicale*, 28 mars 1923).
5. — Recherches expérimentales sur le cancer des plantes (*Ann. Institut Pasteur*, t. XXXVIII, 1924, p. 851).
6. — Les tumeurs des plantes (*Travaux de la Clinique chirurg. de la Salpêtrière* publiés par M. Gosset, 1^{re} série, 1926, p. 141).
7. — Le *Bacterium tumefaciens* dans les tissus du cancer des plantes (*C. R. Acad. Sciences*, t. CLXXXIII, 1926, p. 804).
8. MAGROU (J.) et M^{me} M. MAGROU. — Radiations mitogénétiques et genèse des tumeurs (*C. R. Acad. Sciences*, t. CLXXXIV, 1927, p. 905).
9. — Recherches sur les radiations mitogénétiques (*Bull. Histol. appl. à la physiol. et à la pathol.*, t. IV, 1927, p. 253).
10. PERRIN (J.). — Matière et lumière (*Ann. de physique*, 1919).
11. PINOY (E.). — A propos du cancer des plantes ou crown gall (*C. R. Acad. Sciences*, t. CLXXX, 1925, p. 311).
12. RIKER (A. J.). — Some relations of the crown gall organism to its host tissue (*Journ. Agric. Research*, t. XXV, 1923, p. 119).
13. — Some morphological responses of the host tissue to the crown gall organism (*ibid.*, t. XXVI, 1923, p. 425).
14. ROBINSON (W.) et WALKDEN (H.). — A critical study of crown gall (*Ann. of Bot.*, t. XXXVII, 1923, p. 299).
15. SMITH (ERWIN F.), BROWN (N. A.) et TOWNSEND (C. O.). — Crown gall of plants : its cause and remedy (*U. S. Dept. Agr., Bureau of Plant Industry*, bull. n° 213).
16. SMITH (ERWIN F.), BROWN (N. A.) et Mc CULLOCH (L.). — The structure and development of crown gall : a plant cancer (*U. S. Dept. Agr., Bureau of Plant Industry*, bull. 255, 1912).
17. — Crown gall studies showing changes in plant structures due to a changed stimulus (*Journ. Agric. Research*, t. VI, n° 4, avril 1916, p. 179-182).
18. — Mechanism of tumor growth in crown gall (*Journ. Agric. Research*, t. VIII, n° 5, janvier 1917, p. 165-186).
19. SMITH (ERWIN F.). — An introduction to bacterial diseases of plants, 1 vol., Philadelphie et Londres, Saunders, 1920.

20. SMITH (ERWIN F.) — Appositional growth in crowngall and cancer (*Journ. of cancer Research*, t. VII, 1922, p. 1-105).
 21. — Le crowngall (*Revue pathol. végét. et entomol. agric.*, t. XI, fasc. 4, 1924, p. 219-228).
 22. STAPP (C.). — Der bakterielle Pflanzenkrebs und seine Beziehungen zum tierischen und menschlichen Krebs (*Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, t. XLV, fasc. 7, oct. 1927, p. 480-504).
 23. VUILLEMIN (P.). — Les broussins des Myrtacées (*Ann. Sc. agron. française et étrangère*, t. II, 1893).
 24. — Les tumeurs des plantes comparées aux tumeurs animales (*Biologica*, 3^e année, n° 28, avril 1913, p. 101-109).
-

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Fig. 1. — Détail plus grossi de la figure II (p. 549), montrant une stèle intramédullaire à bois périphérique et à liber interne. (La région figurée ici est encadrée par un rectangle pointillé dans la figure II.) — *fv*, anneau fibro-vasculaire normal de la tige ; *fm*, anneau fibro-vasculaire de la stèle intramédullaire ; *x*, faisceaux ligneux ; *ph*, faisceaux libériens ; *c*, assise génératrice ; *e*, parenchyme central ayant la valeur d'une écorce, avec canaux sécréteurs, *cs* ; *p*, isthme reliant à l'anneau fibro-vasculaire normal l'invagination qui a formé la stèle intramédullaire. Gr. = 16.

[Cliché Jeantet (Institut Pasteur).]

Fig. 2. — Stèle intramédullaire à faisceaux ligneux périphériques et à liber central, dans une tige d'*Helianthus annuus* inoculée avec le *Bacterium tumefaciens* (région entourée d'un cercle pointillé dans la figure II, p. 549). Gr. = 114.

[Cliché S. Tallard (Clinique chirurgicale de la Salpêtrière).]

PLANCHE II

Formation d'une stèle intramédullaire. (Photomicrographies du processus schématisé par la figure III, p. 551.) — En A, invagination de l'anneau fibro-vasculaire, dont on voit l'isthme en *i* ; en B, l'étranglement de l'isthme est accompli par jonction de ses deux bords ; il en résulte la formation de deux anneaux fibro-vasculaires distincts *a* et *a'*, dont les éléments ligneux se font face en *i*. Gr. = 32.

(Cliché Jeantet.)

PLANCHE III

Tumeurs multiples de la tige et des feuilles chez l'*Helianthus annuus*, résultant de l'inoculation du *Bacterium tumefaciens* dans le sommet végétatif. Réduit d'un tiers.

(Cliché S. Tallard.)

PLANCHE IV

Coupe transversale d'une tumeur de la racine de *Beta vulgaris*. — *r*, racine normale, avec ses faisceaux libéro-ligneux disposés suivant des cercles concentriques ; *t*, tumeur, implantée sur la racine par un large pédicelle ; *f*, faisceaux libéro-ligneux de la tumeur, disposés en rangées concentriques. Gr. = 2,9.

(Cliché Jeantet.)

PLANCHE V

Coupe transversale d'une tumeur de la tige de *Pelargonium zonale*. — *co*, cylindre fibro-vasculaire normal de la tige ; *e*, évaginations intracorticales du cylindre fibro-vasculaire ; *s*, stèle intracorticale à bois interne ; *x*, bois ; *c*, cambium ; *ph*, liber ; *f*, fibres péricycliques ; *n*, cellules nécrosées, isolées par une couche de liège ; *t*, cellules à tanin.

(Cliché S. Tallard.)

PLANCHE VI

Tumeur de la tige chez une Tomate ; plante photographiée un mois et vingt jours après l'inoculation du *Bacterium tumefaciens*. De part et d'autre de la tumeur, saillies verruqueuses qui sont des ébauches de racines. Grandeur naturelle.

(Cliché S. Tallard.)

PLANCHE VII

Coupes transversales dans une tumeur de la tige de *Ricinus communis*, faites à deux niveaux différents. — *s*, stèle intramédullaire à bois externe; *i*, invagination du cylindre vasculaire correspondant à la stèle intramédullaire. (Cliché S. Tallard.)

PLANCHE VIII

Fig. 1. — Coupe dans la région superficielle d'une tumeur de Tomate, deux mois après l'inoculation du *Bacterium tumefaciens*. On voit les bactéries, groupées en amas compacts (*b*), qui envahissent un parenchyme formé de grandes cellules à parois épaissies. (Cliché Jeantet.)
Gr. = 297.

Fig. 2. — Détail très fortement grossi de la figure précédente. — *p*, parois cellulaires épaissies; *z*, zooglées formées par des bactéries groupées en sphérules et enrobées dans une gangue; *b*, bactéries isolées. Gr. = 1.111. (Cliché Jeantet.)

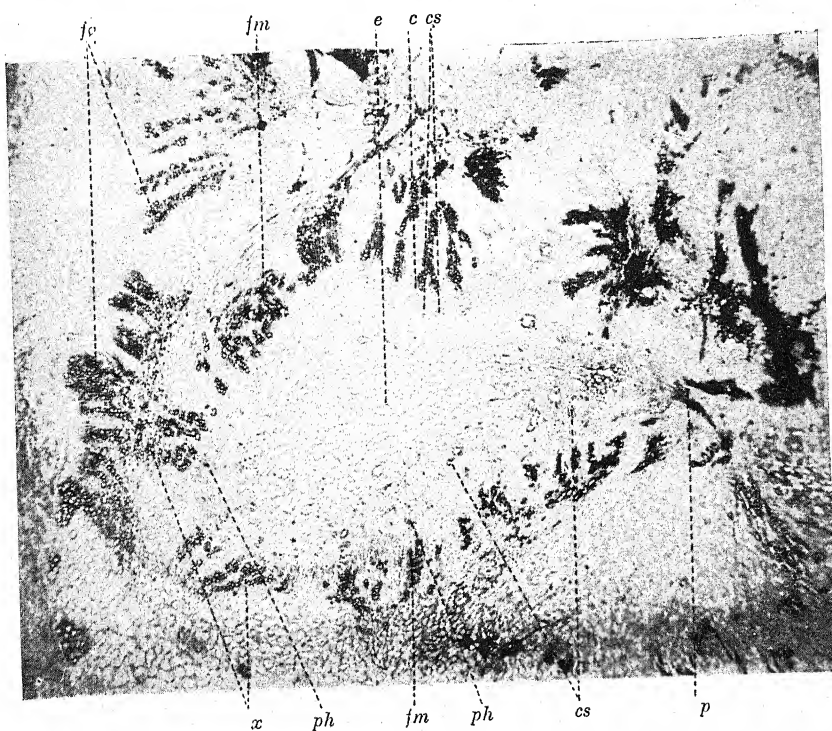


Fig. 1.

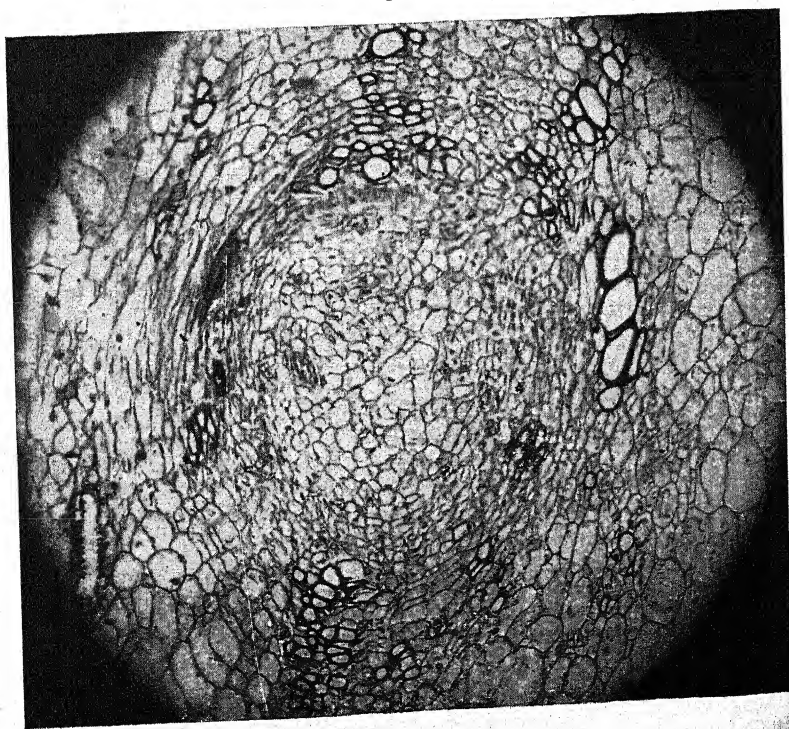


Fig. 2

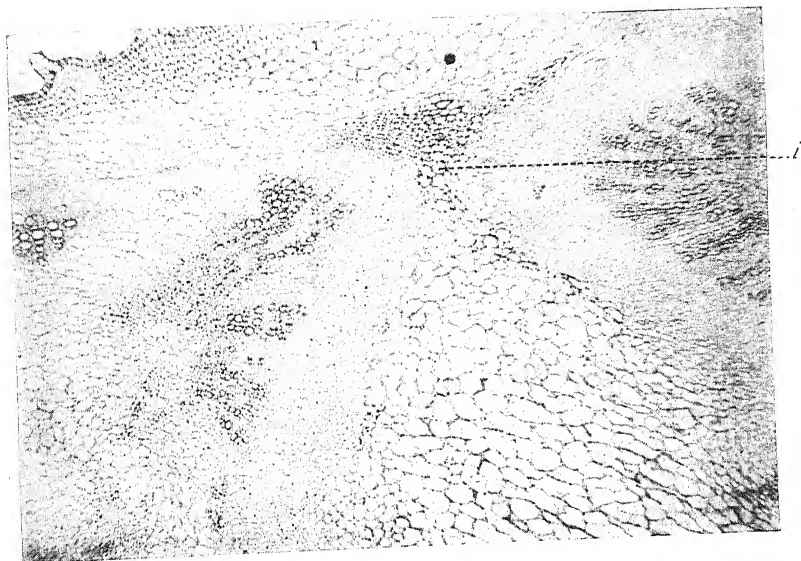


Fig. 1.

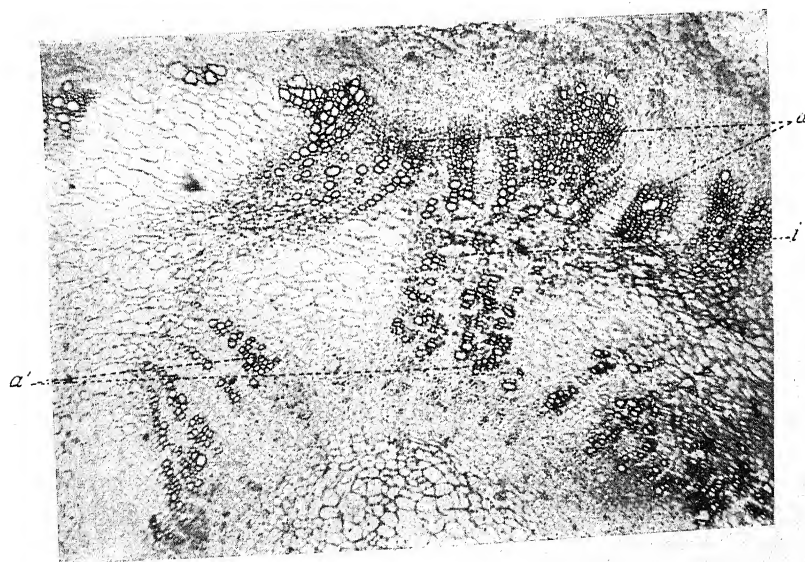
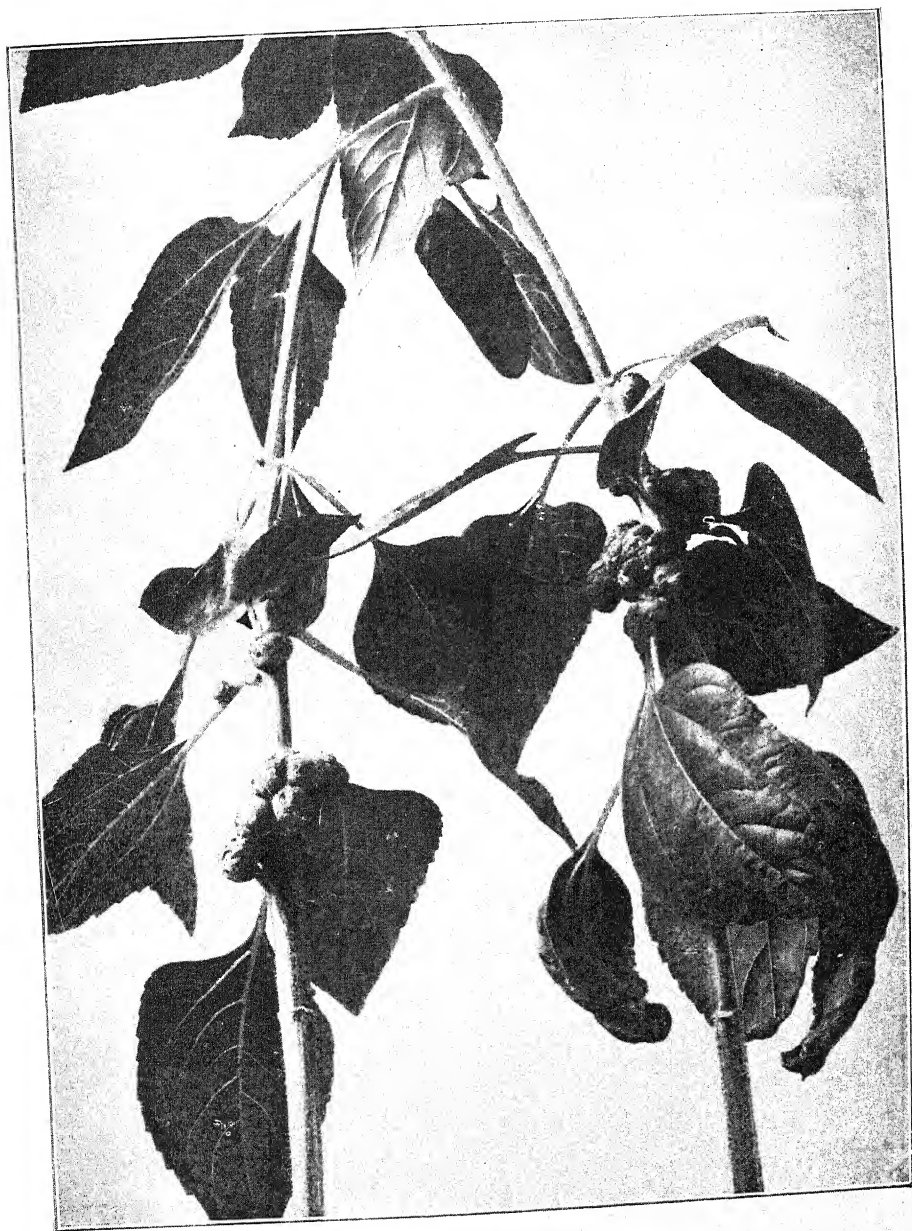
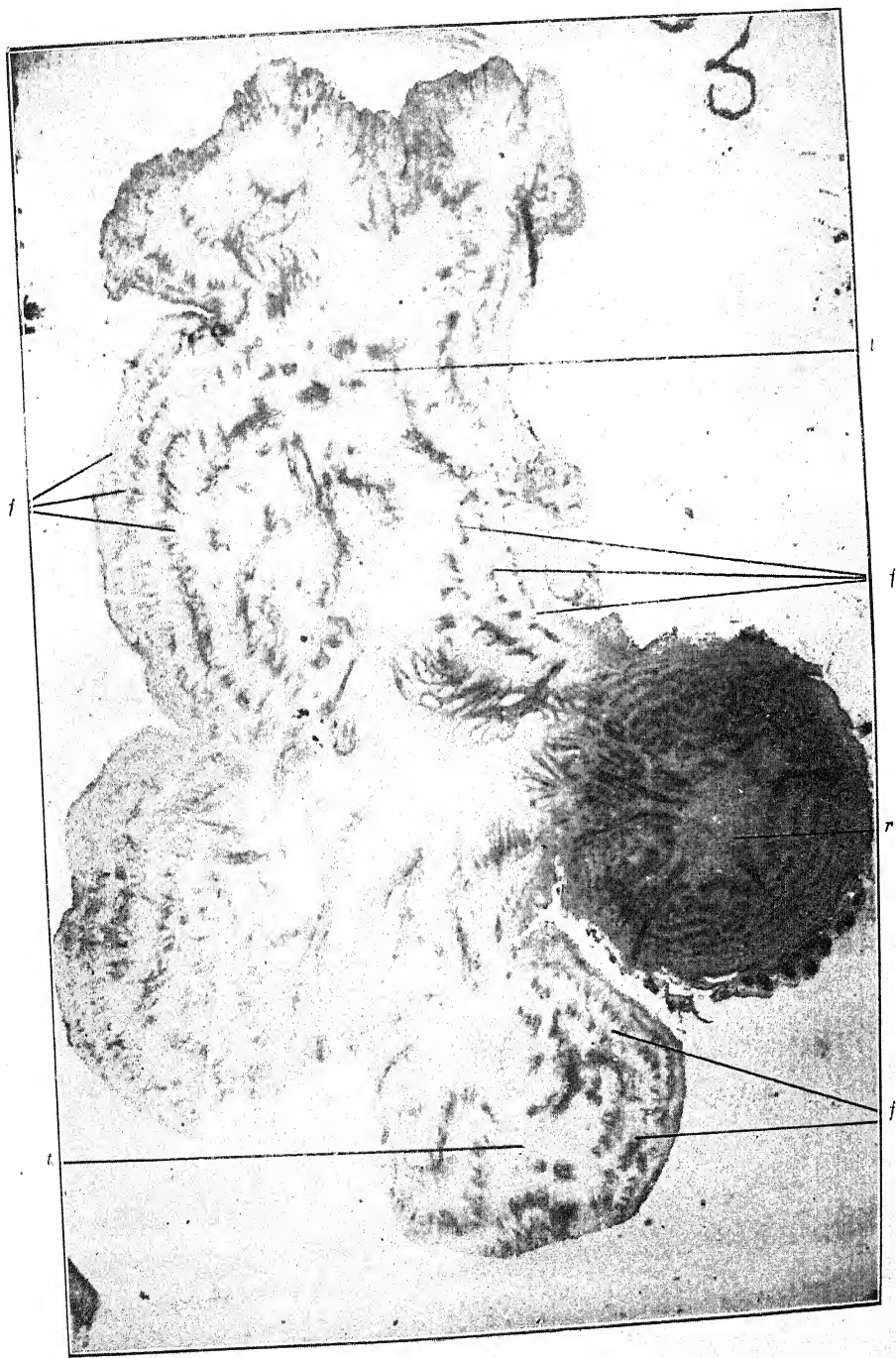


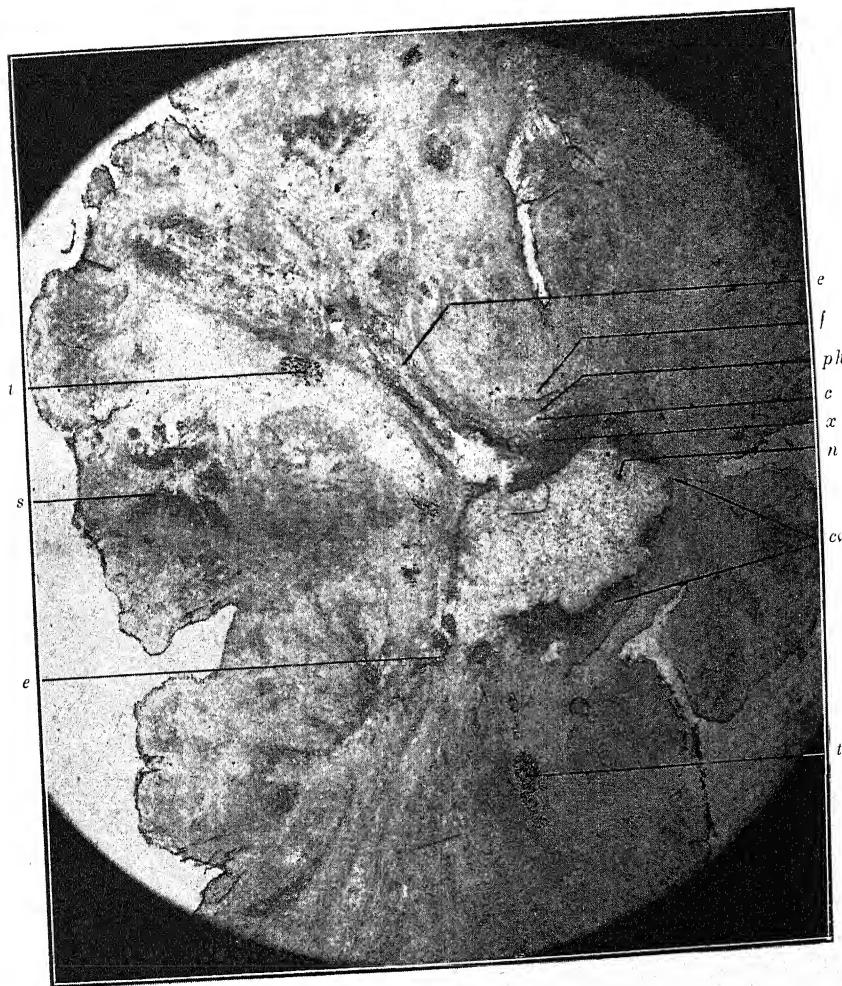
Fig. 2.

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS.



MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS.







MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS.



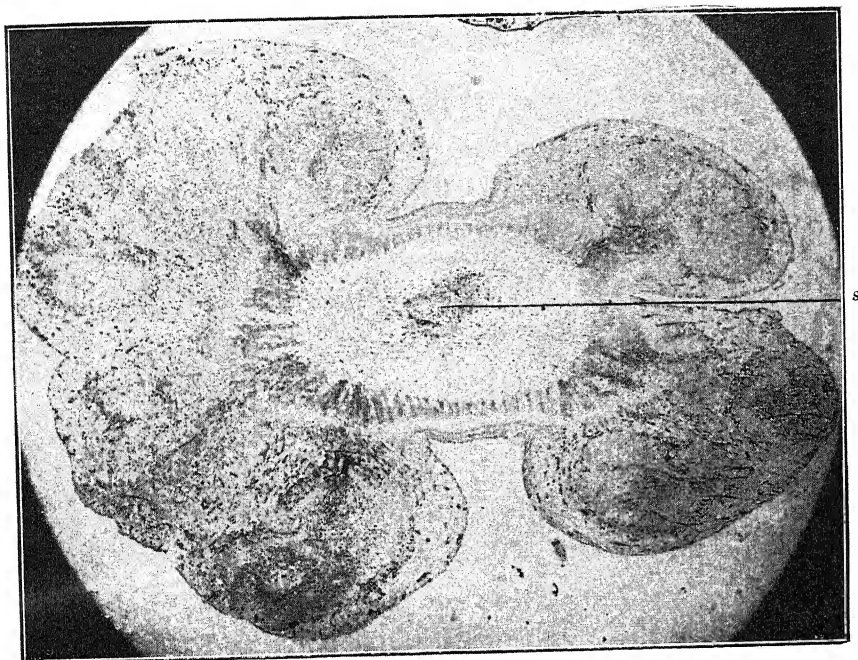


Fig. 1.

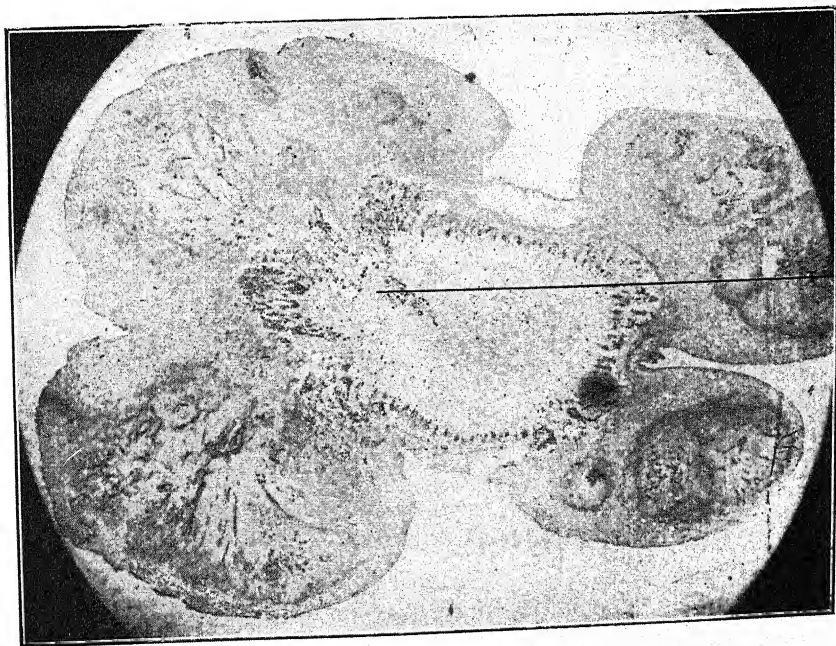


Fig. 2.



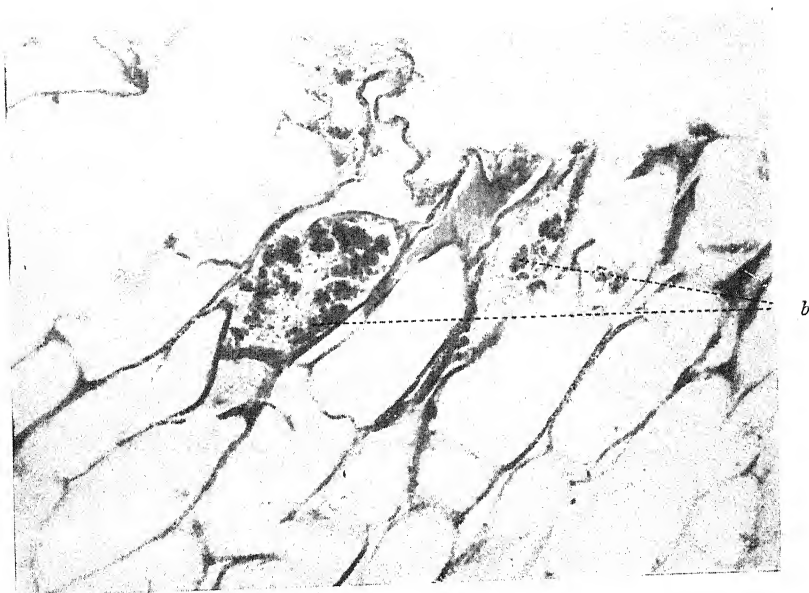


Fig. 1.

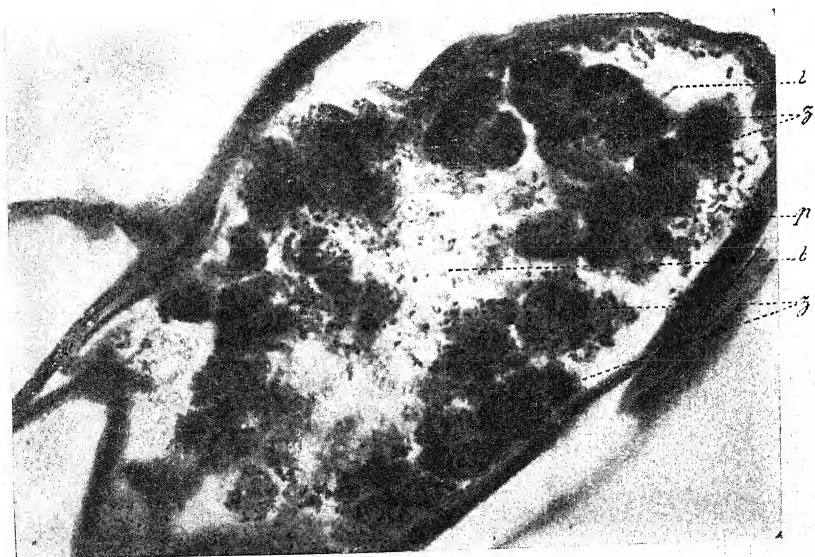


Fig. 2.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION.....	545
-------------------	-----

CHAPITRE PREMIER

Anatomie du « crown gall ».

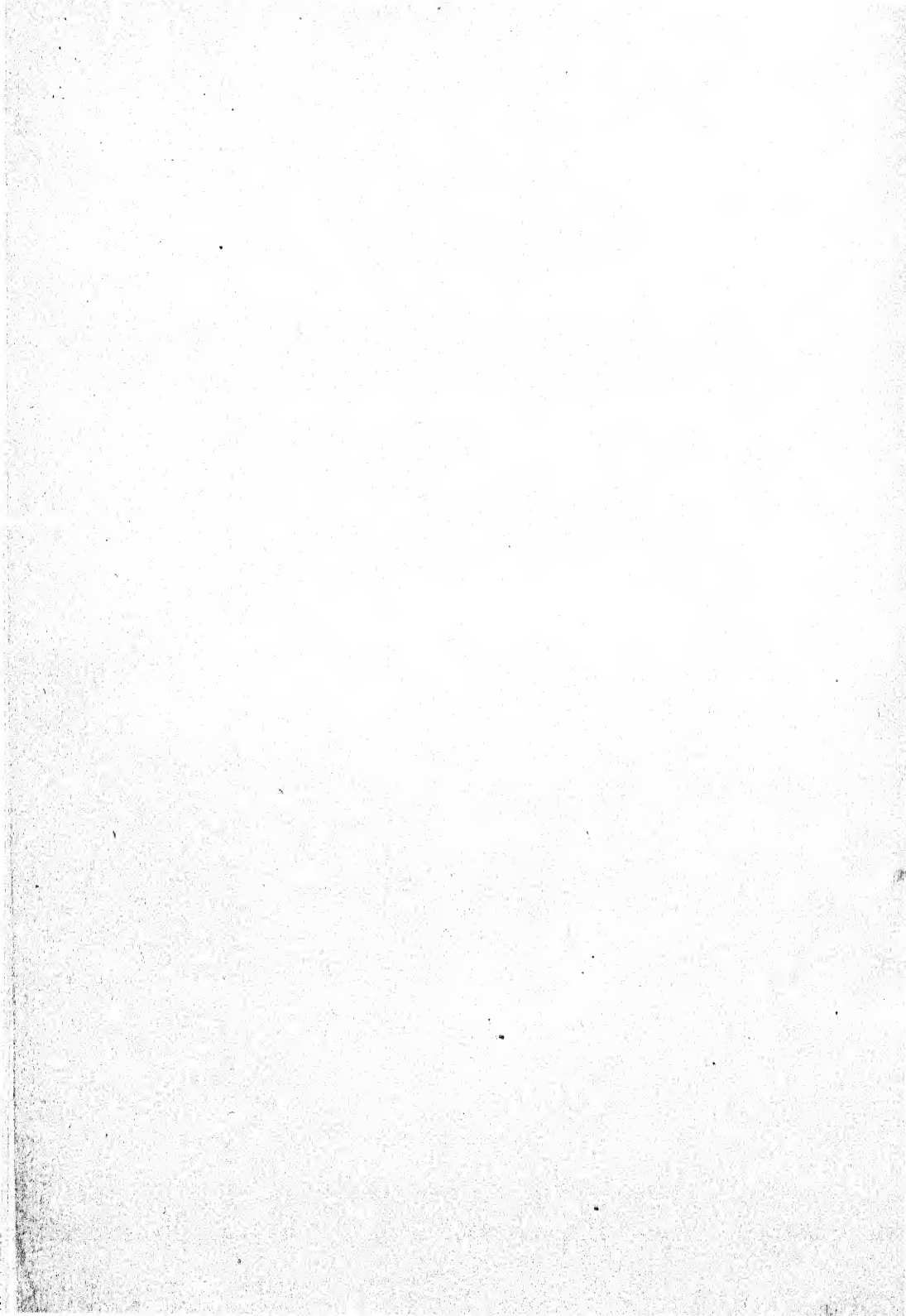
I. — <i>Helianthus annuus</i>	546	
Anatomie normale de la tige. — Structure des tumeurs ; stèles surnuméraires.		
— Les stèles surnuméraires en anatomie normale. — Structure comparée des tumeurs végétales et animales. — Histogenèse des tumeurs.		
— Tumeurs secondaires.....		546-560
II. — <i>Beta vulgaris</i>	560	
III. — <i>Pelargonium zonale</i>	561	
Anatomie normale de la tige. — Structure des tumeurs. — Tératomes		561-563
IV. — <i>Solanum lycopersicum</i>	563	
Structure des tumeurs. — Histogenèse. — Formations extracambiales....		563-568
V. — <i>Ricinus communis</i>	568	

CHAPITRE II

Localisation du « <i>Bacterium tumefaciens</i> » dans les tumeurs.....	569
--	-----

CHAPITRE III

Mécanisme de l'action cécidogène du « <i>Bacterium tumefaciens</i> »	574
Parasites ultramicroscopiques. — Agents chimiques. — Radiations et caryocinèses. — Action à distance du <i>Bacterium tumefaciens</i>	574-578
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	579



ACTUALITÉS BIOLOGIQUES

ÉNIGMES DES PLANTES A FOURMIS

Le problème des plantes myrmécophiles est un des plus passionnants et des plus complexes de la biologie. Je ne puis, dans cette courte revue, l'aborder dans toute son ampleur : je laisserai de côté l'histoire si curieuse des jardins aériens des Fourmis horticulteurs, celle des Fourmis champignonnistes, etc.

I. — Je m'attacherai surtout à la question des *Cecropia* (nom indigène : *imbaubas* ou *imbauvas*). Ces arbres de la famille des Urticacées-Morées sont connus des Indiens de l'Amérique du Sud de temps immémorial ; ils ont entrevu probablement les phénomènes dont ils sont le théâtre. Ces plantes ont d'ailleurs été distinguées de bonne heure, après la conquête du Nouveau Monde : en 1648, Marcgrave les a mentionnées dans son *Histoire naturelle du Brésil*.

D'après Fritz Müller (1880-81), dans la région de Santa-Catharina, le *Cecropia adenopus* est habité par une Fourmi, toujours la même, l'*Azteca Mülleri* (1), et cet Insecte n'existe nulle part ailleurs dans cette région. C'est dans la moelle creuse de la tige, divisée en nombreuses chambres superposées, que cet Hyménoptère élit domicile. La mère entre dans l'arbre en perçant un orifice dans une sorte de gouttière appelée prostome ; une fois qu'elle a pénétré, la porte se referme par prolifération des parois, et cette partie qui bourgeonne vers l'intérieur sert à nourrir la mère ; la tumeur se

(1) On l'avait d'abord appelé inexactement *A. instabilis*.

change en Chou-Fleur si la mère est tuée par un Ichneumon. La mère, dans sa loge, ne tarde pas à percer les cloisons transversales pour tuer ses rivales voisines ; bientôt une seule mère subsiste qui engendre la puissante légion des *Azteca*, qui couvrent l'arbre pour le défendre contre ses ennemis. La Fourmi, vivant uniquement de matières végétales, trouve sur l'arbre le vivre et le couvert. La nourriture est constituée par des glandes récoltées à la base des feuilles, que transportent les ouvrières pour alimenter les larves. Ces corps ovoïdes, qu'on pourrait prendre pour des œufs, s'appellent corpuscules de Müller (fruits de Fourmis, glandes perlées).

On connaît la curieuse théorie de Schimper pour expliquer l'association à bénéfice double de l'animal et de l'Urticacée : 1^o la plante fabrique les corpuscules de Müller pour nourrir ses Fourmis *Azteca* ; elle prodigue ainsi des réserves nutritives très riches qui devraient lui servir à elle-même ; 2^o elle possède un prostome qui est une dépression sous laquelle il n'y a pas de tissu dur, afin de faciliter la tâche à la mère, qui doit pénétrer dans la loge qui lui servira de nid. Les services rendus aux arbres sont aussi très grands, car, grâce à la présence des Fourmis, ils sont à l'abri des dévastations dues aux coupeuses de feuilles (*Atta*, Fourmis champignonnistes), qui sont si redoutables pour la végétation, en particulier pour les plantes cultivées, qu'on a fait au Brésil des lois pour les combattre.

La conception précédente, très imprégnée d'esprit néodarwinien, s'accorde avec le fait suivant : absence des Fourmis protectrices dans le *Cecropia hololeuca* du Corovado, pays montagnard qui n'est pas saccagé. Cette plante n'a ni prostome ni corpuscules de Müller.

Cette théorie de Schimper a été l'objet de critiques nombreuses par divers auteurs : Moeller (1893), Ule (1900), Rettig (1904), von Ihering (1907), M^{me} Nieuwenhuis von Uexkuell Gueldenbrandt (1907), Fiebrig (1909), Wheeler (1913), Bailey (1922), etc.

En 1926, M. Rouppert, botaniste polonais distingué, professeur à l'Université de Cracovie, élève de Raciborski, a retrouvé des glandes perlées (*Perldrüsen*) dans un très grand nombre de familles et, selon Raciborski, ces glandes seraient

sous la dépendance des conditions de milieu. Ce seraient donc simplement de petits appareils très répandus que les Fourmis auraient utilisés pour s'en nourrir. M. Ule n'exclut pas cependant l'idée que l'excitation de l'Insecte est susceptible de les faire apparaître.

Le prostome que Schimper appelle l'énigme morphologique et physiologique se présente dans certains *Cecropia* avec des caractères qui ne s'accordent pas avec la conception exposée plus haut. D'après M. Irving W. Bailey, qui a fait de belles recherches à la station de Biologie tropicale de Kartabo (Guyane anglaise, dont M. William Beebe a la charge), le *Cecropia angulata* sp. nov. est habité, dans la majorité des cas, par deux espèces d'*Azteca* (*constructor* et *Aljaroi*, accidentellement par *A. instabilis* et *trigona*); il a un prostome pourvu de tissus fibreux et ligneux qui forment obstacle quand la mère creuse l'orifice de sa future habitation. Un autre cas observé par le même observateur habile est embarrassant : dans le *Cecropia sciadophylla* var. *decurrens*, il n'y a pas de Fourmis, et cependant il existe un prostome entièrement parenchymateux.

Ce dernier exemple est cependant à citer avec réserve, car, dans le *C. sciadophylla* type, on a signalé l'*Azteca Emeryi*, et il est vraisemblable que la variété *decurrens* a perdu depuis peu ses Insectes, ce qui expliquerait (selon Schimper) la présence de son prostome et de ses corpuscules de Müller. Certains pourraient être tentés de dire, comme Rettig, que ce sont des caractères de survivance de la symbiose.

La théorie de la symbiose avait d'ailleurs été formulée avant Fritz Müller (1880-81) et Schimper (1888); on la trouve explicitement exposée dans Belt (1874) par l'étude des *Acacia*, où il a trouvé des glandes perlées et des cratères sécrétant du miel à la base de chaque foliole (1).

II. — En 1900, MM. Buscalioni et Huber ont cherché à expliquer les énigmes de l'association *Azteca-Cecropia* par une théorie différente. Selon ces auteurs, ce sont les inondations amazoniennes qui ont obligé les Fourmis à émigrer sur

(1) Schimper a étudié un cas semblable dans l'*Acacia sphærocephala*.

les arbres dans leurs parties aériennes élevées. Dans le genre *Cecropia*, on doit trouver les espèces myrmécophiles dans les stations inondées et les types sans Insectes dans les régions sèches et sans inondations (*Cecropia hololeuca* des montagnes de Corcovado).

Durant l'hiver, l'inondation noie tout pendant plusieurs mois et secoue la base des *Cecropia* par la violence continue du courant. Ces arbres se développent sur les alluvions du fleuve, à la lisière des *varzeas*, formant des cordons littoraux quelquefois composés d'une seule espèce (*Cecropia paraensis* Huber, *C. palmata* Willd., *C. robusta* Huber), et l'on appelle *Imbaubaes* ces formations. Les graines de ces arbres, que disséminent les Écureuils, les Oiseaux et les Bradypes, flottent à la surface des eaux entraînées par les courants et se déposent à la baisse des crues sur les plages découvertes, au bord des *varzeas*, devant les *restingas*, de sorte que tous les individus d'un bouquet sont de même âge. Cette association est détruite, au bout de peu de temps, par une végétation arborescente nouvelle, qui croît à l'abride son feuillage et qui se substitue à elle. Il est rare que les *Imbaubaes* donnent une deuxième génération au même point. On assiste donc à une évolution permanente en étudiant la flore des plages du grand fleuve Amazone et de ses affluents (renseignements dus au voyageur belge M. Bouillenne, qui a exploré récemment ces curieuses régions).

La théorie qui fait intervenir les inondations avait d'ailleurs été déjà nettement formulée par Richard Spruce, qui a parcouru l'Amérique du Sud de 1849 à 1864. Les résultats de ses magnifiques explorations furent communiqués à la Société Linnéenne de Londres, le 15 avril 1869; malheureusement, on lui demanda des changements à son manuscrit; il refusa de les faire, et son beau travail n'a paru qu'en 1908. Il remarqua que les plantes myrmécophiles (et notamment les *Tococa*) apparaissent dans les régions marécageuses ou qui sont périodiquement inondées. Elles manquent de domaties si elles sont entièrement submergées (*T. planifolia*); elles en ont si leur tête sort des eaux et, dans ce cas, elles sont habitées d'une manière permanente.

La théorie de MM. Buscalioni et Huber soulève de son côté quelques objections. On cite sur les rives de l'Amazone le *Cecropia palmata*, habité par l'*Azteca instabilis*; le long des affluents du grand fleuve, on rencontre le *C. adenopus* avec l'A. *Mülleri*, le *C. riparia* avec l'A. *Alfaroi*. En terre ferme, on trouve le *C. sciadophylla* avec l'A. *Emeryi*; le *C. ficifolia* avec l'A. *minor* (1). Évidemment, ces dernières espèces devraient manquer d'Insectes : il n'en est rien en beaucoup de points ; cependant l'observation de M. Bailey sur le *C. sciadophylla* var. *decurrens* (2) semble indiquer que cette espèce de terre ferme dérive des types submergés et est en train de perdre ses Insectes. D'ailleurs, la conception de MM. Buscalioni et Huber n'explique pas le cas du *C. hololeuca* du Corcovado et l'absence de prostome et de corpuscules de Müller.

Dans l'opinion de Schimper, les *Azteca* protègent les *Cecropia* contre les dévastations des Fourmis champignonnistes ou coupeuses de feuilles (*Atta*). Mais, selon von Ihering, cette protection est-elle bien nécessaire? Il a calculé que le feuillage consommé par 180 nids de coupeuses de feuilles

(1) Alfaro a trouvé, dans la tige d'un *Cecropia* non identifié au Costa-Rica, les Fourmis suivantes : *Azteca cæruleipennis* Emery, *A. Alfaroi*, *A. xanthochroa* Roger et *A. constructor* Emery 1896.

Ule a récolté au Brésil *A. Alfaroi* var. *Cecropiæ* Forel sur un autre *Cecropia* (d'après Stitz 1915).

Enfin Warming (en 1894) a étudié au Vénézuëla une espèce de *Cecropia* qui était habitée par l'A. *instabilis* F. Smith.

Von Ihering a trouvé l'A. *lanuginosa* Emery dans le *Cecropia adenopus*, (Est-ce bien une espèce distincte de l'*Azteca Mülleri* ?)

Fiebrig (en 1909) a trouvé au Paraguay l'*Azteca Alfaroi* var. *mixta* Forel sur un *Cecropia* qu'il appelle *peltata*, mais qui doit être l'*adenopus*. Il croit que les larves se nourrissent exclusivement de corpuscule de Müller. Les ouvrières absorberaient les tissus de la moelle et les fruits doux de l'arbre. Il doute que l'A. *Alfaroi* soit entièrement végétarien. Les autres espèces d'*Azteca* sont carnivores, mais elles n'habitent pas les *Cecropia*. Il serait utile de revoir ces déterminations d'*Azteca* qui vivent sur le *Cecropia adenopus*.

Le genre *Cecropia*, qui s'étend du Mexique au Brésil, renferme trente à quarante espèces, mais c'est seulement dans la section *Aztecopia* de H. von Ihering que l'on rencontre des Myrmécophytes.

(2) Wheeler a signalé à Cuba et Porto-Rico une espèce de *Cecropia* ayant prostome et corpuscule de Müller, mais sans *Azteca*, car ce dernier genre manque dans ces grandes Antilles.

Le *Cecropia lyratiloba* du sud du Brésil est une espèce de marécages où von Ihering n'a pas trouvé d'*Azteca*, malgré la présence de caractères des plantes à Fourmis.

ne dépasse pas ce qu'absorbe une seule vache dans le cours d'une année. D'ailleurs, dans beaucoup de stations, les *Atta* n'existent pas et les *Azteca* sont cependant présents (1). Un ennemi dangereux du *Cecropia* est le Bradype, Édenté voisin du Fourmilier du groupe des Paresseux, qui a des mouvements si lents que son approche peut ne pas être remarquée par les *Azteca*, et, comme il se nourrit des jeunes feuilles de *Cecropia* qui constituent son principal aliment, il est très redoutable. Malheureusement, comme le remarque M. Bailey, le *Cecropia angulata*, dans sa jeunesse, n'est pas encore habité par les Fourmis, et les dévastations du Bradype peuvent être ainsi considérables : c'est dans cette période que la plante aurait surtout besoin de protection.

Il est vrai de remarquer que, dans le cas du *Cecropia adenopus*, la mère fécondée entre dans les branches quand l'arbre est encore jeune (50 centimètres à 2 mètres de haut) (Wheeler, 1910 ; Bequaert, p. 502).

III. — En 1920, pour expliquer les singularités de structure des Myrmécophytes, MM. Chodat et Carisso ont envisagé une théorie nouvelle. En étudiant les *Cordia* (Borraginées) et l'*Acacia cavena* qui sont habités par les Fourmis, ils ont supposé que les premiers hôtes de ces plantes sont des Insectes différents qui provoquent l'apparition de galles. Les Fourmis qui surviennent ensuite utilisent ces organes monstrueux pour en faire des nids.

Cette conception se heurte à des difficultés. Comme l'a remarqué M. Möbius, les galles ne sont pas des organes héréditaires, et il s'agit de savoir si les formations signalées dans les cas précédents ne le sont pas.

M. Bailey a examiné de près le genre *Cordia*, sur lequel s'étaient appuyés MM. Chodat et Carisso. Dans le *Cordia nodosa*, il y a des domaties caulinaires qui présentent une invagination des faisceaux rappelant le Cynorrhodon du

(1) Le feuillage des vieux arbres occupés par l'*Azteca* est souvent mangé par les Paresseux, les Chenilles et autres Insectes. Au Paraguay, les entre-nœuds de *Cecropia* sont fréquemment envahis par des Chenilles (*Heliothis*), dont les jeunes larves existent à côté de la reine.

Rosier. On y trouve comme Fourmi obligatoire l'*Azteca Ulei*(1); comme hôtes facultatifs les *Azteca instabilis* et *trigona*, des *Neoponera*, *Crematogaster*. La structure observée dans ce cas n'est pas banale; cependant elle est héréditaire: elle apparaît dans le cas où il n'y a aucune présence d'Insecte. D'après M. Bailey, l'origine de cette organisation exceptionnelle est obscure (ce qui n'est guère explicatif). Il reconnaît que ce ne sont pas au début des galles d'Insectes, mais l'anomalie peut être considérablement accrue par l'irritabilité végétale dérivant de la présence de vie animale. Bien que la rédaction ne soit pas d'une clarté parfaite, on peut penser qu'il s'agit de l'action des Insectes obligatoires (*Azteca Ulei* et *Allomerus*). L'auteur incline à penser au parasitisme et non à la symbiose. Il y a d'autres animaux dans les domaties, notamment des Nématodes qui se nourrissent de Champignons, des Coccides qui mangent le callus. Ces Coccides auraient ici un rôle différent de celui qu'on leur reconnaît d'ordinaire. Il est bien connu que les Fourmis élèvent souvent des Pucerons qui leur servent d'esclaves pour se procurer le suc des plantes; dans ces conditions, on les compare à des vaches laitières. Il n'en est pas ainsi dans le cas des *Cordia*: les Fourmis mangeraient les Coccides qui méritaient d'être comparées à des Bœufs (2) engraisés pour fournir un très riche aliment.

On voit combien les phénomènes que révèle l'étude des *Cordia* sont complexes. Malgré cela, il découle de l'étude de M. Bailey que les domaties peuvent apparaître quand il n'y a pas d'Insecte (3).

(1) L'*Allomerus subarticulatus* est aussi obligatoire. Il fait ses galeries en terre.

(2) Dans le *Cecropia adenopus*, von Ihering a trouvé une Coccide (*Lachnodiella Cecropiæ*).

Dans le *Ceropegia angulata*, plante épiphyte de la Guyane, on trouve un Puceron (*Pseudococcus rotundatus*) qui est nourri par la sève de la plante et qui élabore une sécrétion dont la Fourmi fait sa nourriture: dans ce cas, le Puceron redevient vache à lait comme d'ordinaire (Chevalier).

(3) Il y a à tenir compte d'une objection possible qui résulte des recherches de M. Molliard sur les galles: la déformation morphologique peut parfois se produire très loin du point où existe l'Insecte excitateur; qui d'ailleurs peut être en quantité infime. M. Gallaud a montré de même que la piqure d'un seul Puceron peut amener une déformation considérable à distance (probablement par des toxines).

Quelque chose d'analogue a été constaté par M. de Wildeman, non pas pour l'*Acacia cavena* étudié par MM. Chodat et Carisso, mais pour l'*Acacia cubensis*. Les cavités utilisées comme nids se sont développées en Europe quand aucune Fourmi et aucun Insecte n'étaient présents. Le *Scaphopetalum Thonneri* et le *Cola Laurentii* (deux Sterculiadées) ont des espèces de sacs à la base du limbe foliaire ; or M. de Wildeman a suivi le développement dans les serres de Bruxelles, et ces plantes curieuses ont conservé cette anomalie foliaire en l'absence de Fourmis. L'auteur de ces intéressantes recherches est enclin à dire malformations héréditaires, mais il n'ose pas aller loin sur ce sentier dangereux qui pourrait le conduire à admettre l'hérédité de caractère acquis. En tout cas, il n'est pas de l'avis de MM. Chodat et Carisso. Pour lui, la myrmécophilie ne s'explique pas par une théorie unique : il n'y a pas symbiose dans la plupart des cas (il n'ose pas dire toujours), mais d'ordinaire parasitisme. La myrmécophilie est d'ailleurs un phénomène très (?) répandu chez les végétaux.

Si les Fourmis sont des parasites, elles doivent, par leur présence et leurs excitations, amener des déformations et des monstruosité chez les plantes qu'elles habitent. Il est donc assez vraisemblable que les anomalies morphologiques observées sont dues à ces traumatismes parasitaires. Mais ce que l'on n'explique pas, c'est pourquoi ces anomalies sont héréditaires.

Un cas qui a été bien étudié par Treub (1883-1888), Rettig (1904), Miehe (1911), est celui des *Myrmecodia*, dont la tige tuberculeuse est creusée de conduits labyrintiformes qui sont l'habitation des Fourmis. Treub ayant constaté que ces plantes tubérisent sans Fourmis et se creusent d'un labyrinthe, il interprète cette observation en disant qu'il s'agit d'un organe ayant un rôle physiologique important. C'est probablement exact, mais cela n'explique pas pourquoi le tubercule est creusé de tubes labyrintiformes et habités dans la nature par les Fourmis. M. Bailey trouve, d'ailleurs, que les résultats de Treub sont assez peu concluants quant à la cause de la morphologie singulière des *Myrmecodia*.

(qui se retrouve d'ailleurs semblable dans une autre Rubiacée, l'*Hydnophytum*, également habitée par les Fourmis) (1).

Presque aucun naturaliste, en présence de ces faits, n'ose prononcer les mots d'hérédité des caractères acquis. Cette notion, dit M. Bailey, est tabou, et personne ne veut suivre Spruce et Beccari dans leurs explications aventureuses. M. Bailey préfère dire que ces phénomènes sont obscurs. Duclaux, l'ancien directeur de l'Institut Pasteur, avait l'habitude de dire : « On ne demande pas aux hypothèses d'être vraies, mais d'être fécondes. » Observer des faits sans essayer de les expliquer n'est pas une méthode scientifique, aussi n'est-elle pas à recommander.

Pourquoi y a-t-il des sacs à la base du limbe des feuilles de certaines plantes appartenant à des familles différentes comme les Sterculiacées (*Cola Laurentii*, *Scaphopetalum Thonneri*) et les Mélastomacées (*Tococa* [2]), sacs qui n'existent nulle part ailleurs dans le règne végétal ? Ce sont évidemment des cas de convergence analogues à ceux que l'on observe dans les plantes grasses (Apocynées et Cactées en cierge, Euphorbiacées en boules semblables aux Cactées en boules), les plantes parasites, les plantes aquatiques, etc. Si ces plantes se ressemblent, c'est qu'elles ont subi l'action de causes identiques. La cause ici paraît bien être l'irritabilité de la plante hôtalière sous l'influence d'un hôte.

Dans ce cas, si c'est la Fourmi qui a produit l'anomalie morphologique, l'hérédité de ce caractère est un fait capital.

L'hérédité transmise chez les plantes grasses, les parasites, les plantes aquatiques a été peu étudiée jusqu'ici ; il est, malgré cela, à peu près certain qu'elle existe. On connaît cependant un exemple net d'hérédité acquise dans le cas des lianes (*Serjania erecta*) (3). Il en résulte que les exemples

(1) Rumph (Rumphius) (1741-1750) avait appelé ces deux plantes : nid de Fourmis rousses et nid de Fourmis noires. Le *nidus germinans formicarum rubrarum* de Rumphius est le *Myrmecodia Rumphii* Beccari d'Amboine (Merrill, 1917).

(2) Ce genre *Tococa* pourrait présenter des sacs se reproduisant héréditairement sans Fourmis (Ducke, Bouillenne).

(3) Voir COSTANTIN, Nat. trop., chap. *Lianes*.

qu'offrent les plantes myrmécophiles présentent un vif intérêt.

Il est équitable, en terminant cette étude, de rappeler les opinions de deux naturalistes voyageurs qui ont observé les plantes sur place dans la nature et qui ont relevé des faits remarquables à l'appui de la thèse de l'hérédité acquise.

Combien l'exposé de Spruce paraît suggestif, capable de susciter des recherches, des expériences, des observations. Quand un *Tococa* (comme le *planifolia*) est entièrement submergé, il est dépourvu de sacs à la base du limbe. Si une espèce s'éloigne vers la terre, de manière à avoir la tête hors de l'eau, les plantes « are consequently never destitute of saccate leaves, nor at any season of the year clear of ants. Nearly all tree dwelling ants, although in the dry season they may descend to the ground and make their summer house there, retain the sacs and tubes above mentioned as permanent habitations ; and some kinds of ants never to reside elsewhere at any time. There are some ants which apparently must always live aloft (en haut, dans les hunes) ; and the *Tococa* dwellers continue to inhabit Tococas where there is never risk of flood, as in the case of *T. pterocalyx* which grows on wooded ridges of the Andes (1) ».

Beccari, comme Spruce, admet hardiment l'hérédité des caractères acquis. Les Fourmis ont stimulé inconsciemment les plantes et les parois des cavités habitées ; par suite de ce stimulus, la plante a été modifiée, de sorte qu'elle produit ultérieurement des épines creuses et perforées (*Acacia cornigera*, *Endospermum*) ou des tissus de moindre résistance (*Cecropia*), qui peuvent, dans certains cas, devenir absolument ouverts. Il explique de même l'existence des labyrinthes des *Myrmecodia*.

Ce dernier cas mérite de retenir notre attention. En 1884,

(1) « Ne sont jamais sans feuilles à sacs, ni en aucune saison sans Fourmis. Presque toutes les Fourmis qui habitent les arbres, quoique pouvant descendre à terre dans la saison sèche pour y faire leur maison d'été, gardent cependant les sacs et tubes mentionnés plus haut comme habitations permanentes, et certaines sortes de Fourmis ne résident ailleurs en aucun temps. Il y a certaines Fourmis qui apparemment doivent toujours vivre en l'air, et les habitants des *Tococa* continuent à y vivre quand il n'y a pas de risque d'inondation comme dans le *T. pterocalyx*, qui croît sur les pentes boisées des Andes. »

Beccari avait formulé l'opinion que les tubercules des *Myrmecodia* et leurs labyrinthes sont l'ouvrage des Fourmis. Il écrivait alors : « Il me répugne vraiment d'admettre que le tubercule se soit formé complètement sans aucun concours de Fourmis. Dans chaque cas, pour les plantes adultes, j'admettrais la présence des Fourmis utiles, mais je ne croirais pas absolument nécessaire une action continue de leur part. Je croirais cependant que cette action est nécessaire pour maintenir dans les plantes la stimulation pour la production du tubercule, de sorte que, si les Fourmis ne fréquentaient plus constamment les Rubiacées formicaires, les tubercules peu à peu deviendraient insignifiants et leur existence ne serait peut-être plus possible dans la station adaptée » (*Malesia*, II, p. 192 et 193) (1).

Ayant eu connaissance des deux mémoires de Treub (1883, 1888), Beccari fut un peu embarrassé : le savant hollandais ayant prouvé que les graines de *Myrmecodia* germées dans le laboratoire, loin des Fourmis, produisent des tubercules où les galeries apparaissent avec un orifice ouvert à l'extérieur. Malgré cela, en 1904, à la suite de l'exploration des forêts de Bornéo, il affirmait qu'il ne croyait pas que les Fourmis n'avaient aucune part dans la formation des labyrinthes. Chez les *Myrmecodia alata* et *bullosa*, les Fourmis prennent une part active à la formation des galeries et de leurs orifices. Il n'hésitait pas à affirmer leur mutualisme avec leurs hôtes. Les Fourmis agissent comme une formidable armée de défense, car aucun animal n'ose « *to meddle with a plant guarded by a host of biting ants, ready to assault the imprudent invader in myriads* ».

On peut trouver que les belles recherches de Treub dans le laboratoire l'ont un peu trop conduit à négliger les observations dans la nature sauvage.

(1) « A me ripugna invero ad ammettere che il tubero si sia formato, completamente, senza alcun concorso di formiche. In ogni caso per le piante adulte, ammetterei la presenza delle formiche utili, ma non crederei assolutamente necessaria una azione continuata per parte di queste ; una tale azione però la riterrei necessaria, onde mantenere nelle piante lo stimolo alla produzione del tubero ; in modo che se costantemente le formiche non frequentassero più le Rubiacee formicarie, i tuberi a poco a poco diventerebbero insignificanti, e forse non sarebbe più possibile l'esistenza loro, nella stazione adattata. »

Un changement paraît s'opérer, semble-t-il, dans les idées qui règnent aujourd'hui dans le public scientifique. En 1925, M. Möbius a insisté sur les caractères qui différencient les galles des myrmécodomaties : les premières ne sont pas héréditaires ; les secondes se conservent même sans les excitations formatives exercées par les animaux (*Myrmecodia Scaphopetalum*, *Cola*, *Tococa*), parce que le plasma est modifié. Les acarodomaties constituent une transition entre les deux types précédents. L'excitation, dans ce dernier cas, se transmet d'abord par hérédité, mais s'affaiblit dans les générations suivantes. Pour les galles, le changement est local, et il n'y a presque pas de transmission héréditaire.

En résumé, tant qu'une autre théorie plausible n'aura pas donné l'explication de l'existence des anomalies morphologiques des plantes habitées par les Fourmis et tant qu'on ne saura pas pourquoi les caractères ainsi observés sont héréditaires, on pourra conserver l'hypothèse de l'hérédité des caractères acquis, qui a été formulée par deux voyageurs qui ont vécu le plus longtemps en présence des merveilles de la vie tropicale.

J. COSTANTIN.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BAILEY (J. W.). — Notes on neotropical Ants plants. I. *Cecropia angulata* sp. nov. (*Bot. Gaz.*, t. LXXIV, p. 369-390, 1 pl., 8 fig., 1922). — The anatomy of certain plants from Belgian Congo, with special reference to myrmecophytism (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, t. XLV, p. 585-621, 1921-22); *Tachyglia* (*Bot. Gaz.*, 1923). — Neotropical Ants plants. III. *Cordia nodosa* (*Bot. Gaz.*, t. LXVII, p. 32-49, 1924). — Some relations between ants and fungi (*Ecology*, t. I, p. 174-189, Pl. V à VII, 1920).
- BECCARI (O.). — Piante ospitatrici ossia piante Formicarie della Malesia e della Papuasias (*Malesia*, t. II, 349 p., 65 pl., 1884-86); Wanderings in the great forest of Berneo, London, 424 p., 1904.
- BELT (T.). — The naturalist in Nicaragua (London, 1874).
- BEQUAERT (J.). — IV. Ants in thier diverse relations to the plant world (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. XLV, p. 333-583, 4 pl., 55 fig. dans le texte).
- BUSCALIONI (L.) and HUBER (J.). — Eine neue Theorie der Ameisenpflanzen (*Beih. z. Bot. Centralbl.*, Bd. IX, n° 2, p. 85-88, 1900).
- CHODAT (R.) et VISCHER (W.). — La végétation du Paraguay. Résultats scientifiques d'une mission botanique suisse au Paraguay. IX. Urticæflores (*Bull. Soc. bot. Genève*, t. XXXVII, n° 1, p. 9-12, 1920).
- CHODAT (R.) et CARISSE (L.). — Une nouvelle théorie de la myrmécophilie (*C. R. Soc. Sc. phys. Hist. nat. Genève*, t. XXXVII, p. 9-22, 1920).
- CHEVALIER (A.). — Biogéographie (in de MARTONNE : *Traité de géographie physique*).
- COSTANTIN (J.). — Hérité des caractères acquis.
- DUCKE. — *Bol. Jard. Bot. Rio*, III.
- EMERY (C.). — Alcune forme nuove del genere *Azteca* For. e note biologiche (*Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino*, t. XI, n° 230, p. 1-7, 1896). — La vita delle Formiche.
- FIEBRIG (K.). — *Cecropia peltata* und ihre Verhältniss zur *Azteca Alfari*, zu *Atta sexdens* und anderen Insekten mit einer Notiz über Ameisen dornen bei *Acacia carena* (*Biol. Centralbl.*, Bd. XXIX, p. 1-16, 33, 65; 1909).
- GALLAND. — *Ann. Sc. Nat. Bot.*, t. VIII, 1926, p. 213.
- IHERING (H. von). — Die Cecropien und ihre Schutzameisen (*Engler's Bot. Jahresb.*, t. XXXIX, p. 666-714, 1907).
- MARCGRAVIUS DE LIEBSTAD. — *Historiæ rerum naturalium Brasiliæ, libri octo*, Amsterdam, 1648.
- MIÈHE (H.). — Javanische Studien II. Unters. über die javanische *Myrmecodia* (*Abhandl. Math. Phys. Kl. Sächs Ges. Wiss.*, t. XXXII, n° 4, p. 312-361).
- MÖBIUS (M.). — Versuch zur Erklärung der Ameisenpflanzen (*Flora*, 1925,

- p. 393 Festschrift zum siebzigsten Geburtstage von Karl Von Geibel).
- MOLLIARD (M.). — *R. g. bot.*, t. XXI, p. 1-8; *Soc. bot.*, t. LIII, p. 61-65.
- MÜLLER (FRITZ). — Die Imbauba und ihre Beschützer (*Kosmos*, t. VIII, p. 109-116, 1880-81).
- MÖLLER (A.). — Die Pilzgärten einiger südamerikanischer Ameisen (*Bot. Mitt. aus den Tropen Jena*, Bd. VI, 127 p., 7 pl.).
- NIEUWENHUIS (M^{me}) VON UEXKUELL-GUELDEBRANDT. — Extrallorale zucker Ausscheidungen und Ameisenschutz (*Ann. Jard. bot. Buitenz.*, t. XXI, p. 195-238, 9 pl., 1907).
- RACIBORSKI (M.). — *Biolog. Mitt. aus Java* (*Flora*, t. LXXXV, p. 325-361, 1898). — Ueber Myrmekophile Plants (*idem*, t. LXXXVII, p. 38, 45, 1900); *Kosmos*, t. XXVII, p. 11-18).
- RETTIG (E.). — Ameisen-Pflanzen; Pflanzen-Ameisen (*Beih. Bot. Centr.*, t. XVII, p. 89-122, 1904).
- RUMPF (G. L.) (RUMPHIUS). — *Herbarium Amboinense*, plurimas complectens arbores, frutices, herbas, plantas terrestres et aquaticas, quae in Amboina et adjacentibus reperiuntur insules, Amsterdam, 6 vol.
- ROUPPERT (C.). — Observations sur les perlules de diverses espèces de Phanérogames (*Bull. Mus.*, 1926, p. 102); Supplément aux observations sur les perlules (*idem*, p. 153).
- SCHIMPER (A. F. W.). — Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen in tropischen Amerika (*Bot. Mitteil. aus den Tropen Jena*, Bd. I, p. 1-95, 1888).
- SPRUCE (RICH.). — Notes of a botanist on the Amazon and Andes (communiqué le 15 avril 1869 à la Linn. Soc. de London et publié seulement en 1908 par R. Wallace, t. I, 518 p.; II, 542 p.).
- STITZ (H.). — Ameisen aus Brasilien gesammelt von Ule (*Deutsch. Ent. Zeits.*, 1913, p. 207-212).
- TREUB (M.). — Sur le *Myrmecodia echinata* (*Ann. Jard. bot. Buitenz.*, t. III, p. 129-157, 1883); — Nouvelles recherches sur le *Myrmecodia* de Java (*M. tuberosa* Beccari, non Jack) (*idem*, t. VII, p. 191-212).
- ULE (E.). — Verschiedenes über den Einfluss der Thiere auf das Pflanzenleben (*Ber. deutsch. Bot. Ges.*, Bd. XVIII, p. 122-130, 1900). — Ameisenpflanzen (*Engler's Bot. Jahresh.*, Bd. XXXVII, p. 335-352, 1906).
- WHEELER (W. M.). — Observations of the central american *Acacia* Ants (*Trans. 2 d. Congr. Entom.*, Oxford, 1912, t. II, p. 109-139, 1913). — A Study of some social beetles in British Guiana and their relation to the Ant plant *Tachigalia* (*Zoologica*, t. III, p. 35-116). — The *Tachigalia* Ants (*idem*, p. 137-168, 192).
- WHEELER (W. M.) and BAILEY (J. W.). — The feeding habits of pseudo-myrmine and other Ants (*Trans. Amer. Phil. Soc. Philadelphia N. S.*, t. XXII, n° 4, p. 235-279, 4 pl., 1920).
- WILDEMAN (DE). — Mission Émile Laurent (1903-1904), publiée 1905-1907. — Théorie de la myrmécophilie (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXXII, p. 125, janvier 1921). — Sur *Macaranga saccifera*, Euphorbiacée myrmécophile de l'Afrique tropicale (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXIX, p. 394, 1919); — *Clerodendron* à tiges fistuleuses (*C. R. Soc. biol.*, t. LXXXIII, p. 582, 1920).

PUBLICATIONS REÇUES EN 1928

REVUE DE BOTANIQUE APPLIQUÉE ET D'AGRICULTURE COLONIALE (8^e année).

- MAIN (F.). Le rôle des engrais dans l'acclimatation du Quinquina en Indochine.
- TYÔZABURO-TANAKA. Remarques critiques sur les plantes cultivées au Japon.
- PERRIER DE LA BATHIE. Les pestes végétales à Madagascar.
- CHEVALIER (Aug.). Revision des *Acacia* du Nord, de l'Ouest et du Centre-Africain.
- BLARINGHEM. L'œuvre de Sargent à l'*Arnold Arboretum* de Boston.
- BRÉTIGNIÈRES. La destruction des mauvaises herbes.
- YERSIN (Dr P.-J.-A.). Note sur divers essais agricoles entrepris aux stations d'altitude des Instituts Pasteur d'Indochine.
- VILMORIN (R. DE). Le Congrès de génétique de Berlin.
- MUSSET (R.). Le climat du Blé dans le monde d'après G. Azzi.
- UPHOF (J. C. Th.). Un numéro cytologique du *Bulletin de botanique appliquée* de Leningrad.
- DUFRENOY (J.). Les maladies de la Canne à sucre au Congrès de l'Association américaine pour l'avancement des sciences.
- PETIT (G.). L'organisation des réserves naturelles à Madagascar.
- PERROT (E.). Culture indigène et production agricole de la Guinée française.
- GÉRAUD (L.). Une exploitation industrielle des Bois de la forêt équatoriale française.
- BEAUVÉRIE (M.-A.). Les maladies à virus.
- KOPP (A.). Culture du Palmier à huile.
- HEDIN (L.). Caoutchouc de *Funtumia* au Cameroun.
- PERRIER DE LA BATHIE. Bois d'ébénisterie de la côte ouest de Madagascar.
- POPEÑO (W.) et BUTLER (A. F.). Propagation de l'Avocatier.
- MOREAU (F.) et DUSSEAU (M^{lle}). L'étude de la résistance des Blés au froid.
- MIÈGE (E.). La journée du Coton à Alger, etc.

REVUE ALGOLOGIQUE, t. III (nos 1 à 4).

- FRÉMY (P.). A. C. J. Van Goor. Les Scytonémacées de France (*fin*).
- BØRGESSEN (F.). Variabilité de *Chrysomenia uvaria*.
- DENTS (M.). La castration des Spirogyres par les Champignons parasites.
- KILLIAN (Ch.). Origine et développement des frondes chez *Dilsea edulis*.
- RANSON (G.). Observations sur *Navicula ostrearia*, origine du verdissement des Huîtres.
- HAMEL (G.). Floridées de France, V. Sur les genres *Acrochaetium* et *Rhodochorton*.
- DEFLANDRE (G.). Algues d'eau douce du Vénézuéla.
- VAN OYE (P.). Notes sur les variétés de *Micrasterias apiculata*.

ANNALES DE L'INSTITUT PASTEUR

- LEVADITI (C.), SANCHIS-BAYARRI (V.), SCHOEY (M^{lle} R.) et MANIN (M^{lle} Y.). Métallo-prévention de la syphilis.
- HEIMBECK (J.). Sur la vaccination contre la tuberculose par injection sous-cutanée du B. C. G. chez les adultes qui ne réagissent pas à la tuberculine.

- CALMETTE (A.) et GUÉRIN (C.). Sur le stade lymphatique de l'infection tuberculeuse chez les Bovidés.
- SOLOVIEFF (M. N.). De la cuti-immunisation du Cobaye contre le charbon par le procédé Besredka au moyen des vaccins Cienkovsky.
- MAXIMOW (A.). Étude comparative des cultures des tissus inoculées soit avec le bacille tuberculeux de type bovin, soit avec le bacille B. C. G. de Calmette-Guérin.
- TZEKHNOWITZK. Nouvelles expériences sur le vaccin antituberculeux B. C. G. (Commission de l'Ukraine).
- HARNACH (R.). Essais de vaccination des Oiseaux contre l'infection tuberculeuse par le B. C. G. du type aviaire.
- CASTELLANI (Aldo). Observation sur le phénomène de fermentation gazeuse symbiotique. Son emploi pour différencier certaines espèces microbiennes et pour identifier certains hydrates de carbone.
- RAMON (G.). L'antitoxine diphtérique. Propriétés. Applications.
- MARTIN (L.), LOISEAU (G.) et LAFFAILLE (A.). L'immunisation antidiphtérique par l'anatoxine chez l'Homme. Applications à la prophylaxie de la diphtérie.
- FITZ-GERALD (J. G.). L'anatoxine diphtérique dans la prévention de la diphtérie au Canada.
- VAN HÖCKEL (L.). Résultats acquis en Belgique concernant les diverses méthodes d'immunisation artificielle active contre la diphtérie.
- BROCQ-ROUSSEU (D.), URBAIN (Ach.) et BAROTTE (J.). Cultures du *Trichophyton Gypseum* en dehors de l'organisme et des milieux usuels (vitalité et virulence). Remarque épidémiologique.
- CANTACUZÈNE (J.). Vaccination des nouveau-nés contre la tuberculose par le vaccin B. C. G. en Roumanie.
- FROUIN (A.) et MAYLIS-GUILLAUMIE (M^{lle}). Culture de bacille tuberculeux en milieux synthétiques. Essais de généralisation de la notion d'équilibre entre les éléments constitutifs de milieux de culture.
- DURAN-RAYNALS (F.). Recherche sur le Staphylocoque résistant au bactériophage.
- LÉGER (M.). Plasmodium du *Cercopithecus callitrichus* d'Afrique occidentale, Etc.
- Supplément. MARIE (A. C.), REMLINGER (P.), VALLEÉ (H.). Rapports. Conférence internationale de la Rage organisée à l'Institut Pasteur, 25 au 29 avril (organisation d'hygiène de la Société des Nations).

JOURNAL DE LA STATION AGRONOMIQUE DE LA GUADELOUPE (vol. VII).

- HARDY (F.-M.-A.). Les composants du jus de Canne. Problème de recherches chimiques de l'industrie du sucre de Canne.
- WILLIAMS (H.). Défoncement des rejets et enfouissement de la paille.
- WILCOX (O. W.). La technologie du sucre en 1927.
- BALLON (H.-A.). Quarantaine des plantes.
- LEE (H. A.). Distribution des racines de la Canne.
- HARDY (F.). Rôle du phosphate dans la clarification du jus de Canne.
- HINDS et SPENCER. Méthodes de lutte contre le Borer de la Canne.
- STEWART, THOMAS et HORNER. Effet d'une couverture de papier-carton sur le sol.

TRAVAUX DU SERVICE D'ÉTUDES ET DU LABORATOIRE DES PRODUCTIONS COLONIALES RIZ ET RIZICULTURE (vol. III, fasc. 1).

Directeur : HEIM DE BALSAC.

TRAN VAN HUU. La riziculture en Cochinchine (fin).

— Concours internationaux à Vercelli de machines à repiquer le Riz et à arracher les plants.

LAMI (Rob.). La culture du Riz en Camargue.

— La dessiccation artificielle du Riz.

ÉTUDES SUR LES CAOUTCHOUCS, GUTTAS, etc. (vol. II, fasc. 1).
 HEIM DE BALSAC et AUDUBERT. Études physico-chimiques sur les latex caoutchoucifères.
 — Essais de coagulation du latex d'*Hevea* avec le fluosilicate de soude.
 — et LEJEUNE. Relations entre la concentration des latex, celle des agents de coagulation, la présence des protéines et le mécanisme de la coagulation.

COTON ET CULTURE COTONNIÈRE (vol. III, fasc. 1).
 LEPLAE (Ed.). Le progrès récent de la culture du Coton belge.
 MIÈGE (E.). A propos de la sélection du Cotonnier.
 — Congrès de la Fédération internationale des Associations patronales des filateurs et manufacturiers de Coton.

RIZ ET RIZICULTURE (vol. III, fasc. 2).
 BRIJESITSKY (M.). La culture du Riz dans l'U. R. S. S.
 LEGENDRE (Dr J.). La risipisciculture.
 — Machines à travailler le Riz.
 — Emploi de la balle de Riz en papeterie.

ANNALES DE CRYPTOGRAMIE EXOTIQUE, par HEIM (R.).
 PATOUILLARD. Nouvelle contribution à la flore mycologique de l'Annam et du Taos.
 HEIM (R.). N. Patouillard.
 POTIER DE LA VARDE (R.). Musci novi indici.
 FRÉMY (P.). Remarques sur le *Sirocoleum Jensenii* et le *Scytonema Keiense*.
 HAMEL (G.). Notes d'algologie exotique. Algues marines.
 HEIM (R.) et MALENGON (G.). Champignons du Tonkin récoltés par M. V. Demange.

ARCHIVES DE L'INSTITUT BOTANIQUE DE L'UNIVERSITÉ DE LIÈGE.

GRAVIS (A.). Connexions anatomiques de la tige et de la racine. Réponse à M. Chauveaud. Morphologie végétale. L'édification de nos connaissances et la théorie de l'adaptation. Gamétophore et Sporophore. Raccourcissement des racines.
 LONAY (H.). Contribution à l'étude des relations entre la structure des différentes parties de l'ovule et la nutrition de celui-ci avant et après la fécondation. Ovule de *Polygonum aviculare*. Nervation des péricarpes chez les *Polygonum*. Culture du Riz dans le Milanais. Sur la présence de bourgeons adventifs sur les pétioles d'*Hæmanthus* et leurs rapports anatomiques avec ces pétioles.
 BOUILLENNE (R.). Les racines-échasses de *Iriarlea exorrhiza* et de *Pandanus* sp.
 MONOYER (A.). Anatomie du *Cocos Botryophora*.
 CHAINAYE (R.). Monographie du *Soliva anthemidifolia*.

CHANOUSIA

[Giardino botanico alpino dell'Ordine Mauriziano, al Piccolo, S. Bernardo (2 200 m.).]

Annuario n° 1 (1922-27). Dr MARCO DE MARCHI.
 VACCARI (L.). La Chanousia nelle sue origini e nel suo sviluppo.
 LOMBARDI (C.). La vita delle piante alpine studiate alla Chanousia.
 LOMBARDOZZI (El.). Una nuova varietà di *Senecio incanus*. La varietà *intercedens* Vacc. Anomalie e mostruosità nei fiori di *Campanula Scheuchzeri* All. alla Chanousia.
 MONTEMARTINI (Luigi). Valori osmotici in Alghe del Piccola S. Bernardo.
 Primi appunti sopra la *Caltha palustris* in alta montagna.

- COMI (Clelia). Sulla sensibilit  al contatto dei fiori del genere *Gentiana*.
 MENGHINI (Anna). Variazione di colore del fiore di *Lotus corniculatus* L.
 variet  *alpinus*. Osservazioni biologiche sulla *Silene cucubalus* var. *alpina*.

NEW-YORK STATE AGRICULTURAL EXPERIMENT STATION
 GENEVA N. Y.

- HUCKER (G. J.). Studies on the coccace . VIII. A study of the cocci resisting
 pasteurization temperatures (mars 1928).

ECOLOGY (vol. IX).

- FISCHER (R. T.). Soil Changes and Silviculture on the Harvard Forest.
 DUBOS (R. J.). Influence of Environmental Conditions on the Activities of
 cellulose decomposing Organism in the Soil.
 PESSIN (L. J.). Mycorrhiza of Southern Pines.
 WASKMAN (S. A.), TENNEY (F. G.) and STEVENS (K. R.). Role of Micro-
 organisms in the Transformation of organic Matter in Forest Soils.
 JOHNSON (D. S.) and SKUTCH (A. F.). Littoral Vegetation on a Headland
 of Mt Desert Island Maine. I. Submersible or Strictly Littoral Vegetation
 — and DUNCAN (S.). II. Tide Pools.
 GOTTLIEB (A. W.). Relation between subcortical Temperature and Size of
 White Pine Slash.
 NICHOLS (G. E.). Plant Ecology.
 COLLINS BAKER (Fr.). Influence of a Changed Environment in the Formation
 of New Species and Varieties.
 TAYLOR (W. R.). Alpine Algal Flora of the Mountains of British Columbia
 Mc DOUGALL (W. B.) and PENFOUND (W. T.). Ecological Anatomy of some
 deciduous Forest Plants, etc.

JAPANESE JOURNAL OF BOTANY (IV, n  1).

- KAGAWA (F.). Cytological Studies on *Triticum* and *Aegilops* N. On the
 Genus crosses between *Triticum* and *Aegilops* (Pl. I-VII).
 KARESITA (K.). Studies of Regeneration in *Bryophyllum calycinum* (3 fig.
 dans le texte).
 WATANABE (A.). Ueber die vitale Oxydation der Pflanzenzellen mit den
 Kobaltammikomplexsatzen (Pl. VIII et IX, 9 fig. dans le texte).
 LOO (T. L.). The effect of Renewal of Nutrient Solutions upon the Growth
 of Culture Plants and its Relation to A eration (5 fig. dans le texte).
 NISIKADO (Y.). Leaf Blight of *Eragrostis major* Host, caused by *Ophiobolus*
Kasanoi n. sp., the Ascigerous Stage of *Helminthosporium* (Pl. XI-XIV).

M MOIRES S PAR S

- BARROIS. Utilisation de l'eau au S n gal au point de vue agricole.
 BECQUEREL (P.). Les Plantes, 1 vol. (*Biblioth que des Merveilles*, Hachette).
 BLARINGHEM (L.). Principes et formules de l'h r dit  mend lienne. Gau-
 thiers-Villars, 194 p., 1928.
 BONNE (Gabrielle). Recherches sur le p dicelle de la fleur des Rosac es
 (Th se Paris, 1928, 380 p. et 10 planches doubles).
 BOSE (Sir Jagadis Chander).  lectrophysiologie compar e. 1 vol., 583 p.,
 Gauthier-Villars.
 BRIERLEY (W. B.). The control of Plant diseases (*Ann. of applied Biology*
 t. XIV, n  4).
 BUGNON. 1  Hyphyllodes et Protophyllodes chez le *Ribes sanguineum*.
 2  Cotyl dons de *Crat geus monogyna* Jacq. sont des protophyllodes
 (*Bull. Soc. Linn. Normandie*, 8  s rie, t. I, p. 38-56).
 — Contribution   la flore mycologique de Normandie (*idem*, 7  s rie, mai
 1928).
 — et GUILLAUD. *Cordiceps* et *Elaphomyces* de Baron et de Mouen, pr s de
 Caen (*idem*, 7  s rie, t. X).

- CARPENTIER (A.). La flore wealdienne de Féron et Glageon Nord (*Mém. Soc. géol. du Nord*, t. X, fasc. 1 157 p., 43 fig. dans le texte, 25 planches).
- Observations sur quelques végétations fossiles du Culm de l'ouest de la France (*Bull. Soc. géol. et minéral. de Bretagne*, t. V, fasc. 1, p. 89-96).
- Notes d'excursions sur la feuille de Rocroi (*Bull. Carte géol. France*, nos 151-155-158).
- Empreintes végétales du carbonifère de la Sarthe et de la Mayenne (2^e note) (*Bull. Soc. géol. France*, 4^e série, t. XXV, 2 pl.).
- Intérêt de l'examen microscopique des cuticules pour l'étude des plantes wealdiennes (*Ann. Soc. scient. de Bruxelles*, t. XLV).
- Remarques sur quelques empreintes végétales du dévonien et du calcaire carbonifère du nord de la France et de la Belgique (*idem*, t. XLIV).
- Empreintes végétales des grès d'Anor trouvées à Mondrepuis (Aisne) (*Bull. Soc. géol. Fr.*, t. XXVII, 1 pl.).
- CASSEZ et PHILIPPAT. Congrès des ingénieurs agricoles (26 janvier 1928).
- CHEVALIER (Aug.). Une grande figure de l'exploration africaine : G. Schweinfurth.
- CHEMIN. — Action des Bactéries sur quelques Algues rouges, 1927. — *Actinococcus peltæformis*. — Sur l'état de l'iode chez quelques Floridées (*Rev. gén. Bot.*, 1928).
- CHERMEZON. Sur la structure de la tige des *Actinoschaenus Thouarsii* (*Arch. bot.*, t. I, n° 12).
- et HEE. Le *Buxbaumia aphylla* en Alsace (*idem*).
- CIFERRI (R.). Preliminary observations on sugar cane mycorrhiza and their relation to root disease (*Phytophath.*, t. XVIII, p. 249 à 261, n° 3, mars 1928).
- COKER (William Chamber). COUCH (J. N.). The Gasteromyceten of the Eastern United States and Canada, in-4, 197 p., 123 planches.
- COLIN et FRANQUET. Genèse de l'amidon de la Pomme de terre. Sur les pentoses prétendues libres des feuilles (*Bull. Soc. de Chimie biol.*, t. IX, n° 2).
- CRIST (John W.). Ultimate Effect of Hardening Tomato Plants (*Agric. exp. Stat. Michigan State College of agric. and applied science. Horticultural sect. Technical Bull.* 189).
- CUGNAC (DE). Observations sur quelques pélories de *Viola hirta* L., 1927.
- DANGEARD (P.). Phytoplankton de la croisière du *Sylvana* (Miss. du comte J. de Polignac-Louis Gain) (*Ann. Inst. océanogr.*, nouv. sér., t. IV, fasc. 3; *Bull. Inst. océanogr.*, n° 491).
- Description des Péridiniens testacés recueillis par la mission Charcot (*Ann. Inst. océanogr.*, t. III, fasc. 7). Notes sur les variations du genre *Peridinium* (*Bull. Inst. océanogr.*, n° 507).
- Recherches sur les *Bangia* et *Porphyra*.
- Sur l'origine des vacuoles (*le Botaniste*, 18^e série, 76 p., 3 pl.).
- Contribution à la connaissance du cycle de l'iode chez les Algues marines (*le Botaniste*, 20^e série, fasc. 3).
- DAVY DE VIRVILLE. L'action du milieu sur les Mousses (Thèse, 169 p., 190 fig. dans le texte, 18 pl.).
- Influence de la lumière électrique discontinue sur la flore d'une grotte (*Mayenne Science*, 1928).
- DEVAUX. La déchéance des aptitudes reproductrices chez les animaux au cours de l'évolution (*Rev. scient.*, 24 mars 1928).
- Facteurs de l'état adulte et le problème des allures de développement (*Rev. gén. Sc.*, 30 mars 1928).
- La discordance des allures de développement, clef du problème de l'évolution.
- Déviations de développement et les puissances d'accommodation des organismes.
- DODGE (B. O.). Nuclear phenomena associated with heterothallism and Homothallism in the Ascomycete *Neurospora* (*Journ. of agric. research*, vol. XXXV, n° 4).
- Product. of fertile hybrids in the Ascomycete *Neurospora* (*idem*, vol. XXXVI, n° 1).

- FOEX, GAUDINEAU et GUYOT. Rouilles (1923-24) aux environs de Paris.
 FOEX. Rouilles des Céréales dans le Sud-Ouest et le Sud-Est.
 — Maladies du Châtaignier.
 GAGNEPAIN. Plantes médicinales (pl. en couleurs).
 GENEVOIS. Sur la fermentation et la respiration chez les Végétaux chlorophylliens (Thèse, *Rev. gén. Sc.*, 1928).
 — Coloration vitale et respiration (*Protoplasma*, t. IV, n° 1, 1928).
 GEORGEVITH. *Ceratostomella quercus* n. sp. Ein parasit der slawonischen Eichen (*Biologica generalis*, vol. III, Heft 3).
 GRIGORAKIS. Contribution à l'étude des Teignes et de leurs parasites, 125 p., Lyon, 1928.
 GUÉRIN (P.). Leçon inaugurale. Chaire de botanique à la Faculté de pharmacie de Paris, 6 mars 1928.
 — Guignard, 29 pages.
 GUILLERMOND. Recherches sur quelques Ascomycètes inférieurs isolés de la stigmatomycose des graines du Cotonnier. Essai de phylogénie des Ascomycètes (*Rev. gén. de bot.*, 1928).
 HAGÈNE. Notes sur la structure d'une Sigillaire cannelée du terrain houiller inférieur de Lancashire (*Ann. Soc. géol. Nord*).
 — Sur la structure des crêtes de la stèle dans les Sigillaires (*idem*, t. LII, p. 56).
 — Remarques préliminaires sur l'étude des sols (calcimétrie et concentration en ion H) et des associations végétales de la Bourgogne (*Bull. Soc. hist. nat. de Toulouse*, t. LVI, 2^e trim.).
 HEIM (R.). Fungi brigantini (*Bull. Soc. myc.*, t. XLIII, p. 60-94).
 HOUARD (C.). Les collections cécidologiques du laboratoire d'entomologie du Muséum. Galles du Mexique (*Marcellia Rivista internazionale di Cécidologia*, t. XXIV). Galles des États-Unis (1^{re} série) (*idem*, t. XXIV).
 JARRIN (A.). Sur quelques phénomènes de la vie des Plantes. 1 vol., 97 p.
 JANET (C.). Essais de classification hélicoïdale des éléments chimiques. 1928.
 JOSSERAND. Variations des spores des Agaricinées.
 KHABUSH. Recherches histologiques sur les Ustilaginées (*Rev. path. vég. et entom. agricole*, 1928).
 LECOMTE. Notice biographique sur Ed.-Gust. Camus.
 LEEMANN. Théorie de Tschirch et le développement des cellules sécrétrices.
 LEANDRI. Structure particulière du rhizome d'un *Daphne*.
 LEMESLE. Formation subéreuse anormale chez une Labiée (*Hymenocrater*).
 LEMOINE (M^{me} P.). Les Mélobésiées de la craie de Maëstricht.
 LESAGE. Action comparée des solutions équimoléculaires de chlorure de potassium, de chlorure de sodium et de sylvinite riche sur l'Orge et le Blé en terre pauvre (*Ann. sc. agron.*, 44^e année, n° 4).
 — Suite des contributions de la thermobiologie des plantes (*Comptes Rendus Acad. agricult.*, 4 juillet 1928).
 LITARDIÈRE (DE) et MALCUIT. Contribution à l'étude phyto-sociologique du littoral du Boulonnais. L'estuaire de la Slack (*Arch. de Bot.*, t. I).
 LONGO (B.). Un gruppo di *Taxus baccata* nelle Alpi Apuane (*Nuovo Giornale botanico italiano*, nuova serie, vol. XXXIV).
 — Sopra un cimelio della scoperta di G. B. Amici sulla fecondazione della piante (*Atti della Società Toscana di Scienze naturali memorie*, vol. XXXIX).
 MANGIN (L.). Laboratoire maritime du Muséum d'histoire naturelle à l'arsenal de Saint-Servan. I. Description du laboratoire, 15 p., 8 fig., 1928.
 MARRE. Plantation et culture des Chênes truffiers (*Le Cultivateur*, 40^e année, n° 473).
 MARIE-VICTORIN (Frère). Sur un *Botrychium* nouveau de la flore américaine et ses rapports avec le *B. Lunaria* et le *B. simplex* [*Trans. roy. Soc. of Canada*, 3^e série, t. XXI (sect. V), p. 319-340] (Univ. de Montréal).
 MARIE AUGUSTIN. Quelques observations sur la génération de la truffe.
 MOLDEHAVER (C.). A unique Cabbage Hybrid (*Journ. of Heredity Americ. genetic Assoc.*, t. XVIII, n° 6).
 — Études sur le croisement de *Raphanus* avec *Brassica* (*Acad. pol. sc. et lettres*, Classe sc. math. et nat., série B. Sc. nat.).

- NOBÉCOURT. Pathologie animale et végétale (*Rev. gén. sc.*, 1928, n° 12, 30 juin).
- PERROT. Plantes médicinales de France (choix, récolte, séchage, commerce, planches en couleurs) (*Office national mat. premières*, n° 26, janvier 1928).
- et PELLERIN. Effort de l'étranger pour la production des plantes médicinales et aromatiques indigènes ou cultivées (*idem*, n° 27, mai 1928).
- PELLEGRIN. Un représentant dans l'Oubangui d'un genre indo-malais *Dysophylla Tisserandii*.
- PIECH et MOLDENHAVER. Zytologische Untersuchungen an Bastarden zwischen *Raphanus* und *Brassica* (*Acad. pol. des Sc. et Lettres*, 1927).
- PORODKO. Unters. über den Chemotropismus der Pflanzen Wurzeln (*Jahrb. für wiss. Bot.*, Bd. LXIV, Heft 3, p. 450-508).
- POTIER (J.). Recherches sur l'anatomie comparée des espèces de la famille des Élatinées et le développement de la tige et la racine dans le genre *Élatine*, 19 pl.
- REYCHLER (Lucien). La mutation chez les Orchidées. Résultats obtenus par des croisements avec des mutants de *Cattleya*. Affolements. Phénomènes de télégonie (Bruxelles, Goemaere).
- SAMEC. Kolloide Chemie der Starke. 1 vol., 509 p.
- SAUVAGEAU. Sur le *Calpomenia sinuosa*.
- Sur l'alternance des générations chez le *Nereia filiformis*.
- Sur le *Castanea Zosteræ* (*Bull. Stat. biol. Arcachon*, t. XXIV).
- Sur la végétation et la sexualité des Tilopteridées (*idem*, t. XXV). — Un dernier mot sur les Iodiques et les bromuques.
- SAUVAGEAU. Sur les Algues phaeosporées à éclipse ou Éclipsiophycées (*Rec. trav. bot. néerlandais*, t. XXV A).
- SCHILBERSKY (K.). Ecology of *Phytophthora infestans* (portrait de De Bary).
- SKUPIENSKI. Étude biocytologique sur le *Didymium difforme* (*Acta Societatis botanicorum polonae*, t. V, n° 3, 1928, 7 pl., 4 en couleurs).
- SMALL (W.). Mycological Notes (8). Further occurrences of *Rhizoctonia bataticola* (Taub) Butl. (*Trop. agriculturist*, t. LXIX, n° 4).
- THOMAS (P.). Cours de chimie biologique. I. Partie générale, 362 p.
- VORONOFF (Serge). La conquête de la vie.
- WERNER. Recherches biologiques et expérimentales sur les Ascomycètes des Lichens (Thèse, 2 pl.).
- WALTON (J.). Carboniferous Bryophyta. II. Hepaticæ and Musci (*Ann. of Bot.*, t. XLII, n° 106, juillet 1928).
- Congrès des ingénieurs agricoles, 1928.
- Institut des recherches agronomiques, 1927.
- Un siècle d'enseignement agronomique au Conservatoire des Arts et Métiers. Centenaire de Grignon.
- Un siècle d'enseignement agricole (Centenaire de Grignon, Paris, 10 juillet 1926. Publication de l'Association amicale des anciens élèves de Grignon, 1928, t. I., 270 p.; t. II, 150 p.).

ADDITION

- BRÉTIGNIÈRE, GUICHARD, JOUVET et RISCH. Grignon (le Château et l'École) (Éditions de la Bonne Idée, 301 p., nombreuses photogravures).
- CHALOT, Cultures des plantes à parfum dans les colonies françaises (Ylang-Ylang, Geranium rosat, Lemon grass, Citronelle, Vétiver, Patchouli, Bergamote) (*Bibliothèque de l'Institut national d'Agronomie coloniale*, 1928).
- HOUARD (A.), CASTELLI (L.) et LAVERGNE (J.). Contribution à l'étude du Palmier à huile en Afrique occidentale française (*idem*, 1928).
- IONESCO (St.). La formation des pigments anthocyaniques (*Academia romana, Mem. sect. sc.*, seria III, t. V, n° 1, 49 p.).
- Sur deux jugements anthocyaniques particuliers de *G. verna* et de *Centaurea cyanus* (*C. R. séance Soc. biol.*, t. XCV, p. 1549).
- Sur les tanins des fleurs de *Pelargonium* et des feuilles rouges d'*Acer platanoides* (*idem*, p. 129).

- IONESCO (S^y). Séparation des tanins et des anthocyanidines renfermés dans les mêmes organes des végétaux. Isolement d'une nouvelle anthocyanidine des feuilles rouges d'*Acer platanoides*. Séparation des anthocyanidines (*idem*, t. XCVI, p. 1020).
- LEMOINE (M^{me} PAUL). Les *Solenopora* du Jurassique de France (*Bull. Soc. géol. France*, S. 4, t. XXVII, 2 pl.).
- Corallinacées fossiles de Catalogne et de Valena recueillies par l'abbé Bataller (*Butlletí de la Institucion Catalana de Hestoria Natural*, 2^e sér., vol. VII, 16 p., 20 fig.).
- Étude des Mélobesites tertiaires d'Algérie (*Assoc. fr. Avanc. sc. Constantine*, 1927).
- MAGROU (J.). La symbiose chez les plantes supérieures (*Rev. gén. sc.*, 1928, t. XL).
- Recherches anatomiques et bactériologiques sur le cancer de plantes (*Travaux de la clinique chirurgicale et du centre anticancéreux d'Al-Salpêtrière*, 1927).
- MOLDENHAWER (C.). Recherches sur certains croisements intéressants du genre *Brassica* (*Bull. Acad. polonaise des sc. et lettres. Classe Math. et Sc. nat.*, série B., *Sc. nat.*, 1927, p. 1049-1071, 3 pl.).
- TEODOROSCO (E. C.). Sur les *Protonema* des Marchantiacées (*Archives de Botanique*, t. I, n^o 4, p. 57, 2 pl.).
-

